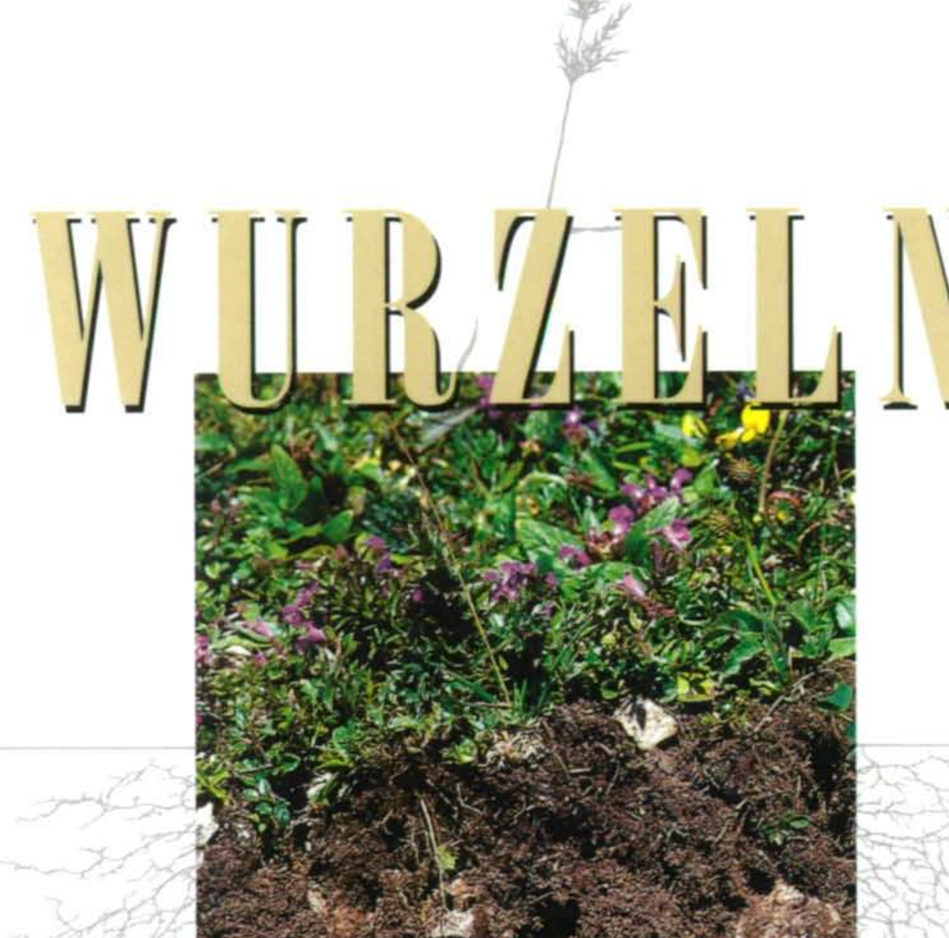
WURZELN



Bewurzelung von Pflanzen in verschiedenen Lebensräumen

Stapfia 49

WURZELN

Bewurzelung von Pflanzen in verschiedenen Lebensräumen

Stapfia **49**
18. September 1997

Medieninhaber und Herausgeber: Land Oberösterreich, OÖ. Landesmuseum
Museumstraße 14, 4010 Linz
Umschlaggestaltung: Mag. Elisabeth Fischnaller
Druck: Druckerei Gutenberg, Linz

Bewurzelung von Pflanzen in den verschiedenen Lebensräumen

5. Band der Wurzelatlas-Reihe

Allgemeiner Teil

Von Lore Kutschera und Monika Sobotik

Spezieller Teil

Von Erwin Lichtenegger
unter Mitarbeit von Lore Kutschera, Monika Sobotik
und Dieter Haas

Allgemeiner Teil mit 23 Farbtafeln, bestehend aus 169 Abbildungen

Spezieller Teil mit 276 Pflanzenzeichnungen und 74 Farbbildern

Vorwort

Seit der Veröffentlichung der letzten zwei Bände der Wurzelatlas-Reihe im Jahre 1992 wurden die Wurzelstudien in Mitteleuropa, im Mittelmeerraum, in Skandinavien, im Südural, in Zentralasien und in Namibien fortgeführt. Die Veröffentlichung der Ergebnisse aus dem Mittelmeerraum erfolgte in der Festschrift ZOLLER der ETH Zürich (LICHTENEGGER & KUTSCHERA, 1993). Die Ergebnisse aus der Mongolei veröffentlichten BAITULIN et al. (1993) in Russisch in der Schriftenreihe der Nationalen Akademie für Wissenschaften Kasachstans, Verlag Nauka, Alma-Ata. Die Ergebnisse der Wurzelstudien in Namibien wurden von KUTSCHERA et al. (1997) im Eigenverlag herausgegeben.

Die Veröffentlichung der übrigen vorliegenden Ergebnisse ermöglichte uns der Leiter des Biologie-Zentrums und Vizedirektor des Oberösterreichischen Landesmuseums Hofrat Univ.-Doz Dr. Franz Speta in der vorliegenden Stapfia 49. Die Veröffentlichung erfolgte anläßlich einer Wurzelausstellung im September 1997 im Biologie-Zentrum des Oberösterreichischen Landesmuseums, zu der ebenfalls Doz. Speta eingeladen hatte. Für diese großzügige Unterstützung dürfen wir ihm im Namen des Internationalen Vereins für Wurzelforschung herzlich danken.

Den allgemeinen Teil der vorliegenden Arbeit verfaßte Univ.-Prof. Dr. Lore Kutschera. Univ.-Prof. Dr. Erwin Lichtenegger verfaßte den Speziellen Teil und zeichnete die Pflanzenbilder. Dr. Monika Sobotik lieferte die anatomischen Schnitte und half bei der Freilegung der Wurzeln in der Mongolei, in Kasachstan und in Namibien. Dieter Haas trug die Hauptlast der Geländearbeiten, fertigte Frischschnitte an und half bei der Zusammenstellung der Tafeln. Dr. Hilde Lichtenegger übernahm die Korrektur des Manuskriptes. Mag. Elisabeth Fischnaller vom Biologie-Zentrum besorgte die Formatierung und druckreife Fertigstellung der Arbeit. Die Druckvorlagen für die Pflanzenzeichnungen lieferte die Werbeservice Ges. m. b. H. in Linz. Der Druck erfolgte in der Druckerei Gutenberg in Linz. Allen, die zum Gelingen des vorliegenden Werkes beigetragen haben, sei bestens gedankt.

Klagenfurt, im August 1997

Lore Kutschera
Erwin Lichtenegger

Inhaltsverzeichnis

1 Entstehung der Wurzel, Unterschiede zwischen Wurzel und Sproß, Beginn größeren Tiefenwachstums und Orte der Bildung der Wurzel

Die Bedeutung der Wurzel für das Leben der Pflanzen wird am leichtesten aus der Stammesgeschichte verständlich. Äußere Bedingungen führten dazu, daß die Wurzel vermutlich mehrmals, d. h. getrennt bei verschiedenen Formenkreisen, angelegt wurde. Die Unterschiede in der Bildung der Seitenwurzeln zwischen Farnen und Schachtelhalmen einerseits und den übrigen wurzelbildenden Pflanzen andererseits lassen darauf schließen (RUMPF 1904). Bei Farnen und Schachtelhalmen entstehen die Seitenwurzeln aus der innersten Rindenschichte, bei den übrigen untersuchten Arten aus der äußersten Schichte des Pericambium (KUTSCHERA & SOBOTIK 1992). Außerdem haben sich der äußere und innere Bau sowie die räumliche Ausbreitung der Wurzel im Laufe der Evolution mehrfach gewandelt. Dieser Wandel erfolgte im Zuge immer ungünstiger werdender Umweltbedingungen. Die Wurzel mußte mehrfach neue Fähigkeiten entwickeln, um der Pflanze das Überleben zu ermöglichen.

1.1 Entstehung der Wurzel im Laufe der Stammesgeschichte

Eine der größten Schwierigkeiten, mit der sich die Landpflanzen seit ihrem Auftreten an der Wende vom Silur zum Devon, d. i. vor etwa 400 Millionen Jahren, auseinanderzusetzen hatten, war die Schwerkraft (LEISTIKOW & KOCKEL 1990). Die frühesten Landpflanzen waren die Rhyniales. Sie starben bereits in der zweiten Hälfte des Devon, vor etwa 370 Millionen Jahren, wieder aus (Abb. 1.1). Solange die Pflanzen ausschließlich im Wasser lebten, wurden sie vom Wasser getragen. Die heute noch lebenden Wasserbewohner sind Beispiele dafür (Abb. 1.2). Im Wasser sind die Pflanzen mit zunehmender Wassertiefe im Vergleich zum Land immer weniger dem Licht ausgesetzt (Abb. 1.3). Der Zwang zur Assimilation ist daher geringer. Unter den bereits am Lande lebenden Pflanzen sind es vor allem die flächig wachsenden thallösen Lebermoose wie das Brunnenlebermoos, denen die Fähigkeit aufwärtszuwachsen mit Ausnahme des sporenbildenden Teiles fehlt (Abb. 1.4A). Den Moosen fehlen Leitungsbahnen, den thallösen Lebermoosen auch Ansätze dazu. Außerdem haben die Moose keine Wurzeln. Sie haben Rhizoiden, bestehend aus einzelligen Zellreihen, die nur teilweise die Aufgaben der Wurzeln übernehmen können. Doch können Moose, wie am Beispiel des Brunnenlebermooses zu sehen ist, eine Cuticula und Atemhöhlen bilden (Abb. 1.4B). Diese Fähigkeiten reichen aber demnach für einen aufrechten Wuchs noch nicht aus. Das Wachstum am Lande mit seinem erhöhten Lichtgenuß führt allerdings bereits zu starker Assimilation. Der Sproß kann die gebildeten Assimilate nicht mehr durch sein Wachstum verbrauchen. Es werden Brutbecher mit Brutkörperchen gebildet, mit denen die Pflanze sich vom Überschuß an Assimilaten befreit (HAGEMANN 1992), d.h. diesen abgibt (Abb. 1.4C).

Rhynia, die Urlandpflanze, hat bereits ein eigenes Leitungsgewebe. Es besteht jedoch nur aus einem Leitbündel. Auch wird die Cuticula bereits von Spaltöffnungen in ihrer geschlossenen Ausbildung unterbrochen. Dagegen fehlen ihr Wurzeln. Sie hat ebenfalls nur Rhizoiden. Der sporenbildende aufwärtswachsende Teil erreicht bereits eine Höhe von etwa 120 cm. Der übrige Pflanzenkörper wächst nur horizontal (Abb. 1.5A, B). Die erste Voraussetzung für das Aufrechtwachsen war demnach die Ausbildung eigener Leitungsbahnen. Mit ihrer Hilfe konnten Wasser mit den darin gelösten Stoffen und Assimilate über größere Strecken in kurzer Zeit geleitet werden. Dadurch war es möglich, vor allem in dem Spitzenbereich der Triebe, wo das

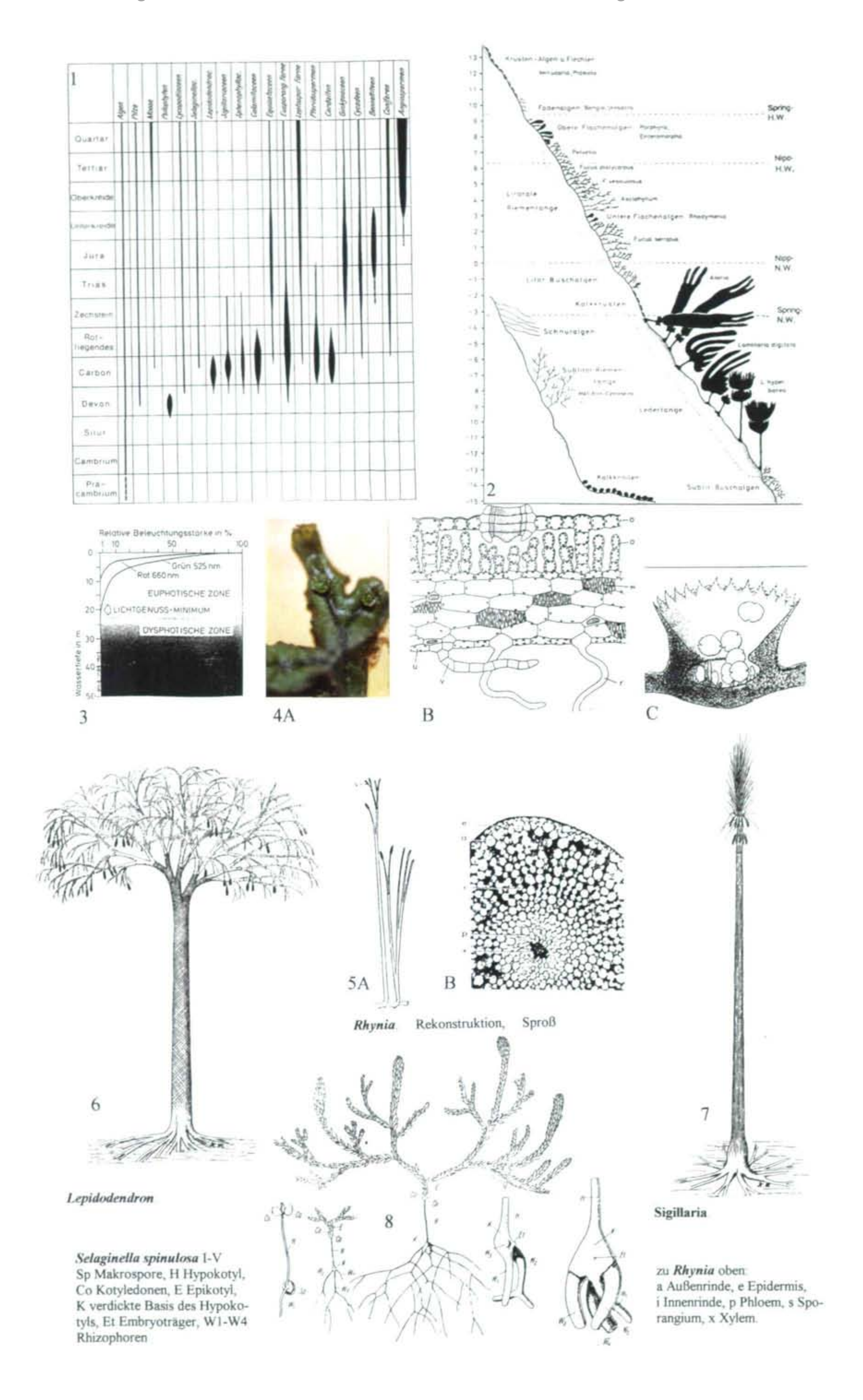
Richtungswachstum stattfindet, einen höheren hydrostatischen Druck als Voraussetzung für deren Aufwärtswachstum zu erzeugen. Verschiedene Weiten der wasserleitenden Elemente unterstützen mehr oder weniger über Kohäsion und Adhäsion den Transport des Wassers. Trockenheit bewirkt in der Regel eine geringe Weite der wasserleitenden Elemente und damit kann trotz mangelnden Wasserangebotes soweit möglich der Erhalt eines ausreichenden hydrostatischen Druckes erzielt werden.

Zu den ersten Vertretern der Bärlappgewächse, Lycopodiopsida, zählen die Bärlappbäume. Sie haben bereits Wurzeln, doch gehen die Wurzeln nicht unmittelbar aus dem Sproß hervor, sondern nach vorheriger Ausbildung eines Wurzelträgers, Rhizophor. Der Wurzelträger hat eine Cuticula, in der Regel aber keine Blätter. Im Inneren seines freien Endbereiches, d. h. endogen, entstehen meist mehrere Wurzeln. Dadurch und durch das damit in Zusammenhang stehende Vorhandensein einer Cuticula ist der Wurzelträger eindeutig ein Sproßorgan. Die sporenbildenden Teile der Pfanze erreichen bei den Bärlappbäumen, dem Schuppenbaum und dem Siegelbaum über einem aufwärtswachsenden stammartigen Abschnitt bereits Wuchshöhen von über 40 m. Günstige Bedingungen von Klima und Boden wie gleichmäßig hohe Wärme und Feuchte sowie Nährstoffreichtum des Bodens förderten ihr Wachstum. Wurzelträger und ihre relativ schwachen Wurzeln, die bei den Bärlappbäumen Appendices genannt werden, verlaufen vorwiegend horizontal (Abb. 1.6, 7). Bei den heute lebenden Bärlappgewächsen wie den Moosfarnen, die ebenfalls Wurzelträger bilden, können diese in Verbindung mit ihrer geringen Länge auch schräg oder senkrecht abwärts gerichtet sein. Die Wurzeln wachsen vorwiegend in weitem Winkel schräg abwärts (Abb. 1.8).

1.2 Unterschiede zwischen Sproß, Wurzelträger und Wurzel sowie zwischen Wurzeln von Derb- und Zartkapseligen Farnen, Eu- und Leptosporangiatae

Der Wurzelträger unterscheidet sich deutlich in seinem grund- und spitzennahen, dem proximalen und distalen Teil. Nahe seinem Grunde gleicht die Ausbildung seiner Epidermis noch jener des Sprosses (Abb. 2.1). An seinem Ende sind die Zellen der Epidermis aufgelockert und die Cuticula nicht mehr geschlossen (Abb. 2.2). Die in seinem Inneren entstandenen Wurzeln verzweigen sich gabelig, dichotom. Die dichotome Verzweigung beginnt mit der Verzweigung des Zentralzylinders. Er ist wie bei *Rhynia* monarch gebaut, d.h. er hat nur ein Leitbündel. Die Rhizodermis ist dünnwandig und wie bei allen Wurzeln ohne Cuticula (Abb. 2.3, 4). Die Übersicht einer Pflanze ohne Sporenträger zeigt Abb. 2.5.

Abb. 1: - **1**: Auftreten der Formenkreise im Laufe der Erdgeschichte. - **2**: Verteilung von Algen und Flechten im Gezeitenbereich der Nordsee. - **3**: Abnahme des Lichtes mit Zunahme der Wassertiefe. - **4**: ***Marchantia polymorpha***, Brunnenlebermoos. - **A**: Übersicht, Cuticula als wachsartiger geschlossener Überzug bereits vorhanden. - **B**: Thallus, quer, mit Atemhöhle und Rhizoiden. - **C**: Brutbecher mit Brutkörper. - **5**: ***Rhynia***. - **A**: Übersicht. Wurzeln noch nicht vorhanden. - **B**: Vegetationskörper, Stamm, quer. - **6-8**: Lepidodendrales, Bärlappbäume und Selaginellales, Moosfarnartige. - **6**: Lepidodendraceae, Schuppenbäume. - **7**: Sigillariaceae; Siegelbäume. - **8**: Selaginellaceae; Moosfarngewächse. ***Selaginella spinulosa***, Kleindorniger Moosfarn. -**1-7**: Aus BRESINSKY in STRASBURGER (1991). - **1, 4B, C, 6,7**: Nach MÄGDEFRAU. -**2**: Nach NIENBURG. -**5**: Nach KIDSTON & LANG. -**3**: Nach FINDENEGG. - **8**: Aus TROLL (1937), nach BRUCHMANN.



Rhynia Rekonstruktion, Sproß

Lepidodendron

Sigillaria

Selaginella spinulosa I-V
Sp Makrospore, H Hypokotyl, Co Kotyledonen, E Epikotyl, K verdickte Basis des Hypokotyls, Et Embryoträger, W1-W4 Rhizophoren

zu ***Rhynia*** oben:
a Außenrinde, e Epidermis, i Innenrinde, p Phloem, s Sporangium, x Xylem.

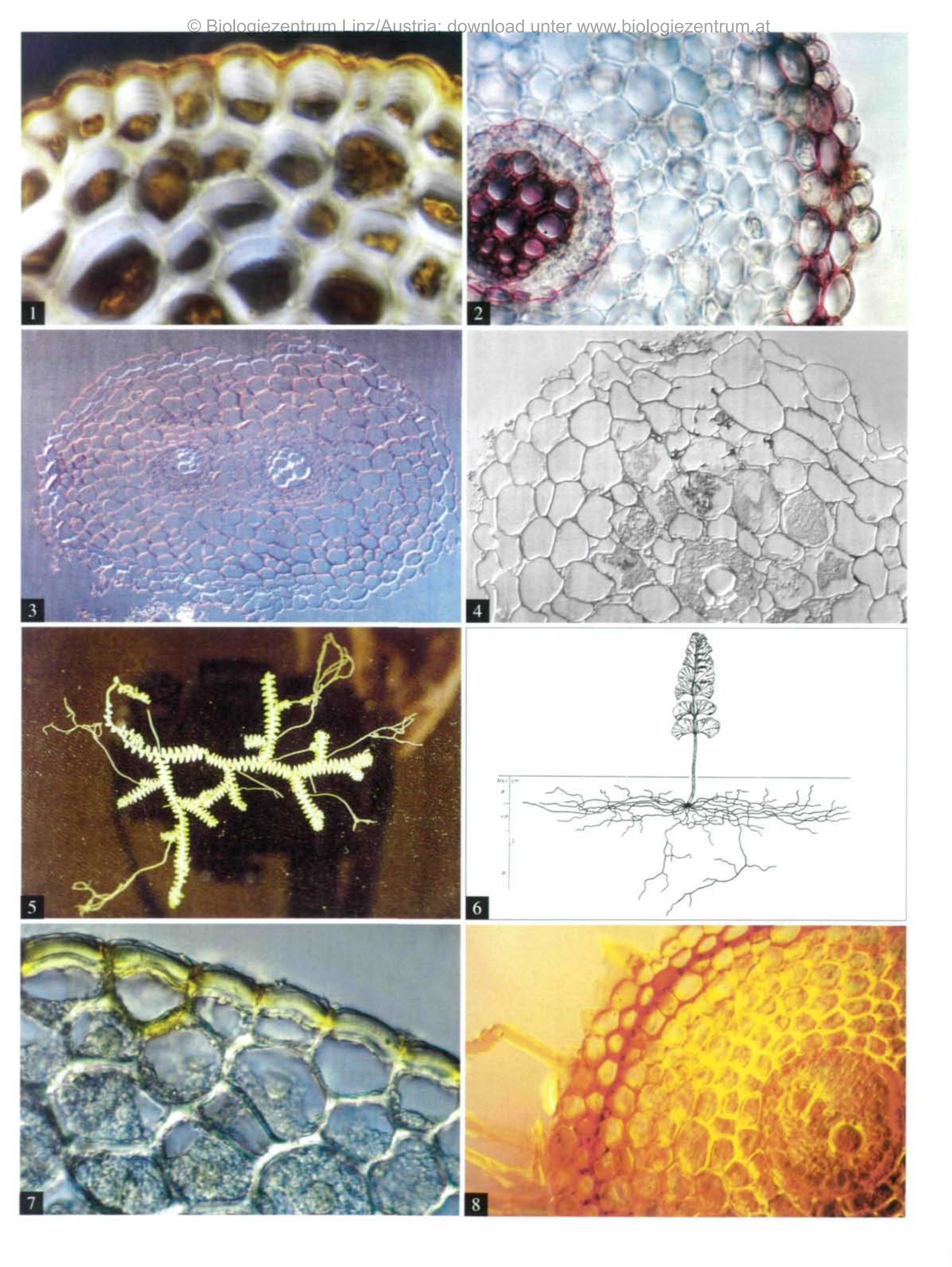
Die Derbkapseligen Farne treten bereits ab der Mitte des Devon auf. Ihre Wurzeln sind relativ kurz und enthalten keine größeren Mengen an Wasser. Die Rhizodermiszellen sind häufig an der Außenseite dickwandig und mit einer dicken Schleimschicht bedeckt. Sie bilden keine Wurzelhaare. Die Wurzeln verlaufen überwiegend horizontal (Abb. 2.6, 7). Die Zartkapseligen Farne sind erst ab der zweiten Hälfte des Devon zu finden. Ihre Wurzeln erreichen größere Längen. Die Rhizodermiszellen sind auch an der Außenseite dünnwandig, und sie können Wurzelhaare bilden (Abb. 2.8). Der Wassergehalt der Wurzeln ist jedoch ebenfalls gering, und die Wurzeln dringen selten in senkrechtem Wuchs tief in den Boden ein. Die Wurzeltiefe ist kaum größer als 40-80 cm. Vor allem können die Wurzeln keine dichter gelagerten Bodenschichten durchdringen.

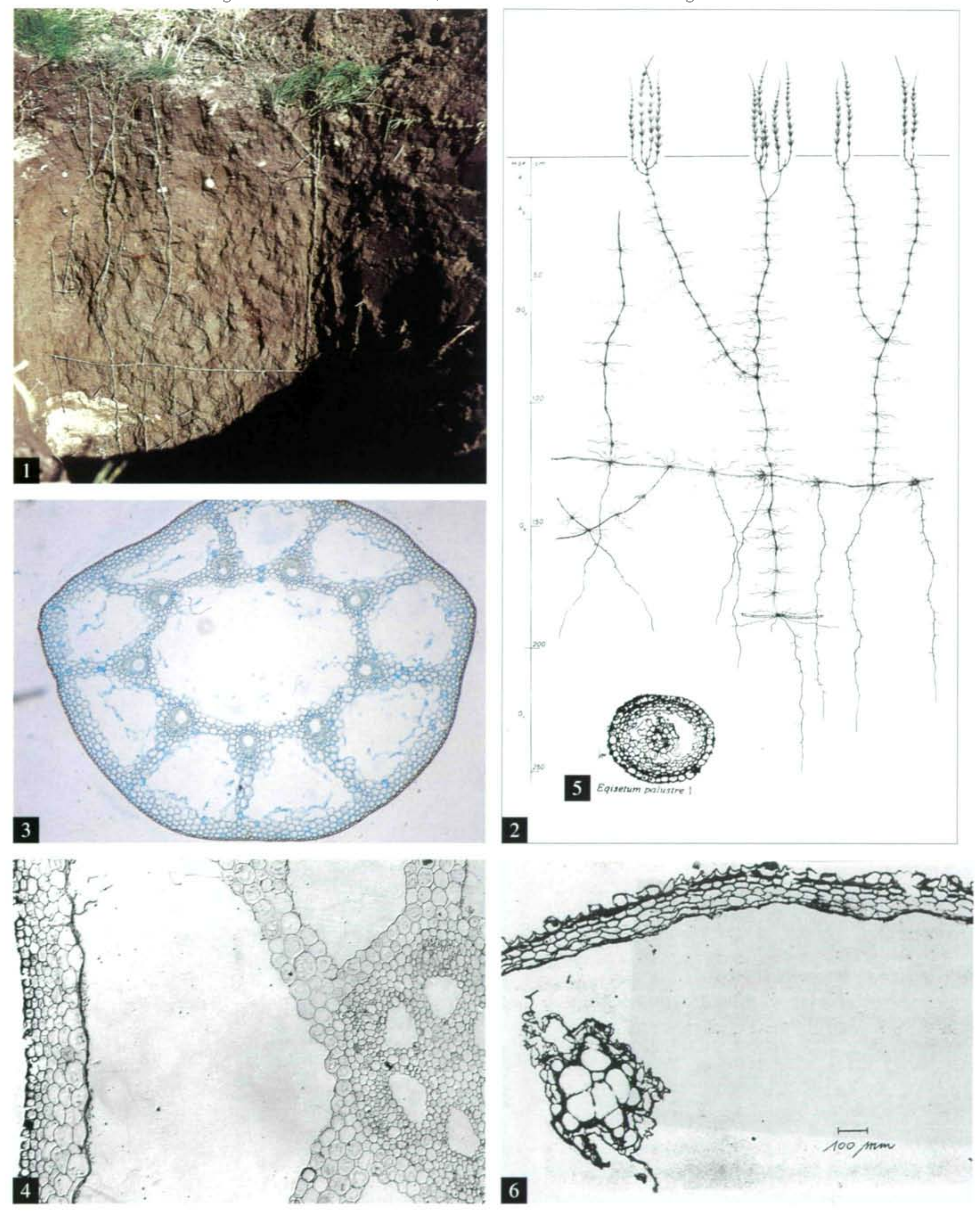
1.3 Beginn größeren Tiefenwachstums der Wurzel

Die Schachtelhalmgewächse, Equisetales, treten wie die Moosfarne und die Zartkapseligen Farne in der zweiten Hälfte des Carbon auf. Zum Unterschied von diesen haben zumindest die Wurzeln ihrer heute lebenden Vertreter die Fähigkeit, dichter gelagerte Bodenschichten zu durchwachsen und in senkrechtem Wuchs tiefer in den Boden einzudringen. Nicht alle ihre Wurzeln sind allerdings dazu imstande. Jene Wurzeln, die vorwiegend an den Knoten der aufwärtswachsenden Sproßtriebe jeweils in größerer Zahl entspringen, mit kleinerem Durchmesser angelegt werden und kurz bleiben, wachsen allseits. Es sind allein die Wurzeln, die an den Knoten der liegenden Grundachse oder an kurzen Seitentrieben in Einzahl entstehen, mit auffallend großem Durchmesser angelegt werden und eine größere Länge erreichen, die vorwiegend senkrecht abwärts verlaufen (Abb. 3.1, 2).

In den liegenden Grundachsen werden große Mengen an Assimilaten abgelagert. Sie ermöglichen die Bildung knollenförmiger Verdickungen aus Sproßgewebe und die der dicken Wurzeln. Die Knollen lösen sich von der Grundachse und werden vom Wasser vertragen. Sie bilden an anderer Stelle eine neue Pflanze. Die Wurzeln mit einem Durchmesser bis über 10 mm beim Sumpf-Schachtelhalm und bis über 15 mm beim Ästigen Schachtelhalm, *Equisetum ramosissimum*, sind durch eine sehr breite Rinde ausgezeichnet. Die Rinde enthält neben Assimilaten große Mengen an Wasser. Mit Hilfe dieses Wassers bewirkt die Schwerkraft das vorwiegend senkrechte Abwärtswachsen der Wurzeln. In den dünnen Wurzeln reichen die Vorräte in der Wurzelrinde dafür nicht aus. Voraussetzung ist allerdings, daß infolge Schwankungen der Wärme und Feuchte die Wurzelspitze im Bereich der Streckungszone zunächst Wasser nach außen abgibt und danach in erhöhtem Maße von außen aufnimmt. Infolge der Schwerkraft ist, sobald sich die Wurzel in Schräglage befindet, die Wasserdampfabgabe und die Wasseraufnahme einseitig gefördert, d. h. an der Oberseite größer als an der Unterseite. Wasserdampf ist leichter, Wasser schwerer als die Luft (s. Abschnitt 2.6). Die breite Rinde mit ihren großen Quellungskräften erhöht auch das Eindringungsvermögen der Wurzeln.

Abb. 2: - **1-5**: ***Selaginella helvetica***, Schweizer Moosfarn. Landskron bei Villach, Kärnten. - **1-4**: Quer- **1**, **2**: Wurzelträger. - **3**, **4**: Wurzel. - **5**: Übersicht. - **6**, **7**: ***Botrychium lunaria***, Gewöhnliche Mondraute. Villacher Alpe, Ktn. - **6**: Übersicht, Wurzeln relativ kurz, vorwiegend horizontal, wenig tiefstrebend. - **7**: Wurzel, quer, Wassergehalt gering. - **8**: ***Dryopteris filix-mas***, Männerfarn. Keutschach, Ktn. Wurzel, quer, Wurzelhaut, Rhizodermis mit Wurzelhaar. - **6**: Aus KUTSCHERA & LICHTENEGGER (1992).


1
2
3
4
5
6
7
8


1
2
3
4
5
6
Eqisetum palustre 1
100 µm

In Sproß und Wurzeln entsprechen die verschiedenen Wachstumsrichtungen dem großen Unterschied im Bau der Gewebe. Abb. 3.3 zeigt eine der aufrechten Grundachsen, Abb. 3.4 die liegende Grundachse, Abb. 3.5 eine dünne Kurzwurzel, Abb. 3.6 eine abwärtswachsende Wurzel mit nahezu völlig verbrauchtem Rindengewebe.

1.4. Ort der Bildung von Polwurzeln, Sproßwurzeln und Seitenwurzeln

Alle Wurzeln entstehen aus inneren Geweben der Pflanzen, d.h. endogen. Der Sproß hingegen geht aus äußerem Gewebe hervor, er entsteht exogen.

Pflanzen, bei denen die erste Wurzel aus dem Wurzelpol hervorgeht, bleiben in der embryonalen Entwicklung zumindest kurzzeitig über den Embryoträger, Suspensor, mit der Mutterpflanze verbunden. Auf diese Weise entsteht schon die Polwurzel oder polbürtige Wurzel, wie die erste Wurzel nach ihrem Ausgangsbereich genannt wird, innerhalb von Geweben, also endogen. Die ersten Teilungsschritte der Zellen bei dieser Entstehung, ausgehend von der Hypophyse, der Endzelle des Embryoträgers, und die daran anschließenden Schritte zeigen die Abb. 4.1A und B am Beispiel der Sand-Segge.

Die Sproßwurzeln gehen aus Geweben hervor, die tiefer im Sproß liegen. Ausgehend vom cambialen Bereich sind sie mit den Elementen der Wasser- und Zuckerleitung, des Xylem und Phloem verbunden (Abb. 4.2). Sie können als dünnere oder dickere Wurzel angelegt werden.

Die Seitenwurzeln entstehen in der Regel aus der äußeren Schichte des Zentralzylinders, dem Pericambium oder Pericycel. Ausnahmen sind die Schachtelhalmgewächse und die Farne. Bei diesen entstehen die Seitenwurzeln aus der innersten Rindenschichte. Bevor diese Schichte die Fähigkeit zur Bildung von Seitenwurzeln erlangt, erfolgt eine besondere Teilung der anfänglich innersten Rindenzellen. Durch tangentiale Doppelteilung gehen aus ihnen jeweils drei Zellen hervor. Die nach außen abgegebene Zelle ergänzt das Rindenparenchym. Die mittlere Zelle wird zur Endodermis. Die innerste Zelle übernimmt die Funktion des Pericambium (vgl. KUTSCHERA & SOBOTIK 1992).

Die Entstehung der Seitenwurzeln aus der äußersten Schicht des Zentralzylinders beginnt mit der Verdünnung der Zellwände (KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1982). Die Mittellinie der Seitenwurzeln liegt bei den monocotylen Arten wie den Gräsern über der ersten Siebröhre, bei den dicotylen Arten über einem Wasserleitungselement. Im weiteren Wachstum durchdringt die Seitenwurzel die Rinde. Dabei kommt es bereits zur Ausbildung des Wurzelkörpers und der Wurzelhaube. Die ältesten Zellen der Haube lösen mit ihren Ausscheidungen den Gewebeverband der Rinde und erleichtern dadurch das Heraustreten der Seitenwurzeln aus der Mutterwurzel (Abb. 4.3, 4).
Bei Gräsern wie den Klein-Getreidearten Weizen, Roggen, Gerste und Hafer entsteht wie bei anderen Poaceen die erste Wurzel seitlich am Embrio (Abb. 4.5).

Abb. 3: - **1**: ***Equisetum arvense***, Acker-Schachtelhalm, Kärntner Becken. - **2-6**: ***Equisetum palustre***, Sumpf-Schachtelhalm. Weißenstein, W Villach, Ktn. - **2**: Übersicht. - **3-6**: Quer. - **3**: Sproß, oberirdisch. - **4**: Sproß, unterirdisch, Grundachse, liegend. - **5**: Wurzel an aufrechter Grundachse, kurz, dünn. - **6**: Wurzel an liegender Grundachse, lang, dick. - **2, 6**: Aus KUTSCHERA & LICHTENEGGER (1992).

1

1A B

D Urdermatogen. d sekundäres Dermatogen. K=ico Kolumellainitialen. Pb Urperiblem. Pl Urplerom. V=iec Verbindungszellen des Periblems. q, m, n, o, p→Entwicklung des Embryos bis zur Ausbildung aller Etagen. q→l, l′, l→Kotyledonen. m→Hypokotyl. n→zentralen vier Verbindungszellen. o→Hypophyse. p→Kolumella der Wurzelhaube.

2

3

4

5

Abb. 4: - 1A, B: *Carex arenaria*, Sand-Segge. Entstehung der Polwurzel im Embryo. - 2: *Agropyron repens*, Kriechende Quecke. Mittleres Ennstal, Steiermark., Entstehung einer Sproßwurzel, quer. - 3, 4: *Nardus stricta*, Borstgras. Donnersbachwald, Stmk., Entstehung einer Seitenwurzel aus einer Sproßwurzel, quer. - 5: *Triticum sativum*, Weizen, Korn, quer - 1: Aus GUTTENBERG (1968). - 5: Aus ZELLER (1983).

2 Aufgaben der Wurzel

Wachstumsverlauf und Bau der Wurzel lassen auf die erste Aufgabe und die daraus folgenden weiteren Aufgaben der Wurzel schließen.

Das im Laufe der Quellung des Samens aufgenommene Wasser führt zur Verlängerung der Wurzel und damit zum Austreten der Wurzel aus der Samenschale. Ein Teil der im Samen angereicherten Assimilate wird dabei abgeleitet. Schon diese Abgabe von Assimilaten ist offensichtlich wichtig für die weitere Entwicklung des Sprosses, d. h. für sein späteres Austreten aus der Samenschale (Abb. 7.1).

Anfangs verläßt nur die von der Haube und deren Schleim umhüllte Wurzelspitze den Samen. Haubengewebe und Schleim verhindern eine Wasseraufnahme von außen. Sie ermöglichen jedoch mit Hilfe der Ausscheidung von Säuren die Anreicherung von lebenswichtigen Mineralstoffen in der Umgebung der Wurzel, der Rhizosphäre. Erst nach weiterem Heraustreten der Wurzel erfolgt mit Beginn der Streckungszone die Aufnahme des Wassers mit den darin gelösten Stoffen von außen und deren Weiterleitung in den Sproß. Als Folge davon beginnt das zunehmende Wachstum des Sprosses und damit das Einsetzen der Assimilation durch den Sproß sowie die abermalige Zuleitung des Überschusses an Assimilaten in die Wurzel. Die nachstehende Reihung der Aufgaben der Wurzel vor allem in den ersten Punkten ergibt sich daraus.

1. **Aufnahme der vom Sproß zeitweise im Überschuß gebildeten Assimilate**
2. **Ausscheidung von Stoffen zur Erschließung von Nährstoffen im Boden oder in Pflanzen**
3. **Aufnahme von Wasser mit den darin gelösten Stoffen und deren Weiterleitung**
4. **Speicherung von Assimilaten und Wasser mit den darin gelösten Stoffen**
5. **Verankerung der Pflanzen im Boden oder an festen Gegenständen im Luftraum**
6. **Richtungswachstum unter der ständig gleichbleibenden Wirkung der Schwerkraft**
7. **Symbiose mit Bakterien zur Bindung von Luftstickstoff**
8. **Symbiose mit Pilzen zur besseren Aufschließung von Stoffen aus dem Abfall der Pflanzen**
9. **Fallweise Assimilation und Austausch von Luft angereichert mit CO_2 oder O_2 mit dem Sproß**
10. **Bildung von Wurzelknospen zur Erhaltung und Vermehrung der Pflanzen**

2.1 Aufnahme der vom Sproß zeitweise im Überschuß gebildeten Assimilate und Fehlen der Wurzel bei Höheren Pflanzen

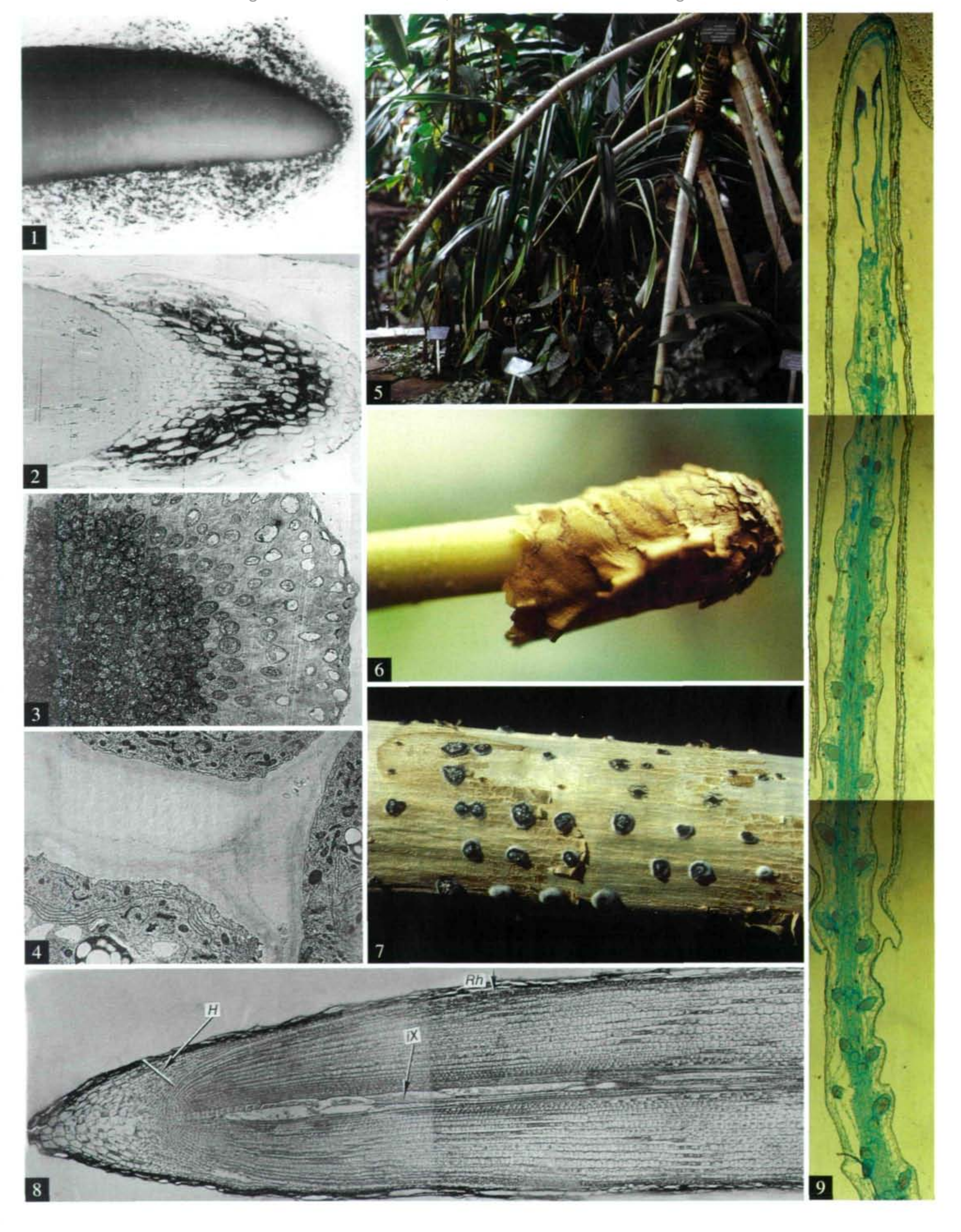
Der Bau der Wurzel entspricht in bester Weise deren erster Aufgabe, nämlich der Aufnahme der zeitweise im Überschuß vom Sproß gebildeten Assimilate. Der Überschuß dient dem Aufbau des Wurzelkörpers und der Wurzelhaube. Die Wurzelhaube ähnelt in den Ursachen ihrer Entstehung jenen des Nektartropfens im Blütenbereich der Pflanze. Die Assimilate, die nicht zur Bildung des Sprosses verwendet werden können, gelangen über die Verbindungszellen mit dem Zentralzylinder des Wurzelkörpers in die Wurzelhaube (Abb. 4.1A).

Die Wurzelhaube unterscheidet sich vom Wurzelkörper durch gegensätzlich gerichtetes Wachstum und durch die fehlende Differenzierung des Gewebes. Unterschiede innerhalb der Wurzelhaube ergeben sich nur aus dem Alter der Zellen und aus dem Ausmaß ihrer Entfernung vom Entstehungsort. Dabei lassen sich drei bis vier Entwicklungsstufen unterscheiden. Die erste Stufe umfaßt die Bildung der jüngsten Zellen und ihrer Abkömmlinge, die unmittelbar mit dem Wurzelkörper verbunden sind. Die Zellen sind wenig gestreckt, dünnwandig und enthalten die Assimilate vorwiegend als Glucose. In der zweiten Stufe werden die Zellen dickwandiger. In ihnen liegen die Assimilate vorwiegend als Stärkekörner vor. In der dritten Stufe beginnt die Auflösung des Gewebes infolge Verschleimung der Mittellamellen und der starken Ausscheidung von Schleimen. Im Zuge dieser Veränderungen wird die Stärke wieder laufend in Glucose als Ausgangsstoff für die Verschleimung umgewandelt (HUBER et al. 1973). In der vierten Stufe liegen die Zellen bereits vereinzelt eingebettet in oft großen Mengen von Schleim. Jede einzelne Zelle setzt die Schleimbildung noch bis zum nahezu völligen Verbrauch ihrer Speicherstoffe fort. Der Schleimmantel ist durch äußere Einflüsse leicht verformbar. Er umgibt daher den Wurzelkörper oft asymmetrisch (Abb. 5.1-4).

Die stärkere Streckung der Zellen der Haube mit zunehmender Entfernung von ihrem Entstehungsort bewirkt, daß das Haubengewebe den Wurzelkörper mantelförmig umgibt. Wenn die äußeren Zellen bei ihrer Streckung reichlich Wasser von außen aufnehmen können, schmiegen sie sich eng an den Wurzelkörper an.

Besonders eindrucksvoll ist die Aufnahme von Assimilaten als erste Aufgabe der Wurzel an tropischen Pflanzen mit Luftwurzeln zu sehen. Vertreter von *Pandanus,* wie *P. pygmaeus,* bilden mit ihrer großen Blattfläche unter den günstigen Wärme- und Feuchtebedingungen große Mengen an Assimilaten. Zahlreiche Luftwurzeln mit Längen bis über 2,5 m entspringen dem Stamm (Abb. 5.5). Die Wasseraufnahme von außen ist trotz der hohen Luftfeuchte wegen der hohen Temperatur weitgehend unterbunden. Die Folge ist eine papierartige Ausbildung der Zellschichten der Haube und eine nur kurze und lose Umhüllung des Wurzelkörpers durch die Haube (Abb. 5.6). Erst nach Eindringen in den kühleren und damit wasserhältigen Boden können die Wurzeln Wasser von außen aufnehmen. Mit Hilfe dieses Wassers und ihrer großen

Abb. 5: - **1-4**: ***Zea mays***, Mais. - **1**: Wurzelspitze, Schleimhülle mit Zellen der Wurzelhaube, asymmetrisch. - **2**: Wurzelspitze, längs, Wurzelkörper und Haube. - **3**: Ausschnitt aus äußerstem Bereich der Wurzelhaube . - **4**: Wurzelhaube, gleiche Wurzelspitze wie **2**, Teil der gefärbten Zone. - **5-7**: ***Pandanus pygmaeus***, Zwerg-Schraubenbaum. Botanischer Garten, Basel. - **5**: Übersicht. - **6**: Wurzelspitze mit Wurzelhaube. - **7**: Wurzel etwas weiter entfernt von Wurzelhaube, mit Austreten von Seitenwurzeln. - **8**: ***Triglochin maritimum***, Salz-Dreizack. Insel Rügen, Ostsee. Wurzelspitze ummantelt von der Wurzelhaube, längs. - ***9: Eichhornia crassipes***, Dickstengelige Wasserhyazinthe. Im Parana, nahe Ufer, Corrientes, Argentinien, Wurzelspitze mit Wurzeltasche, längs. - **3, 4**: Aufnahmen mit dem EM von BARMICHEVA. - **5-7**: Aus KUTSCHERA-MITTER (1996). - **8**: Aus KUTSCHERA & LICHTENEGGER (1982).


1
2
3
4
5
6
7
8
9
Rh
H
iX

Reserven an Assimilaten bilden sie zahlreiche Seitenwurzeln. Ähnliches wird erreicht, wenn abgeschnittene Wurzelenden mit Folien umhüllt und in Räumen mit großen Temperaturschwankungen zwischen Tag und Nacht gelagert werden. Innerhalb der Folie schlägt sich Wasser nieder und wird von den Wurzeln aufgenommen (Abb. 5.7).

Im Gegensatz dazu werden Wasserwurzeln von Arten gemäßigter Gebiete von einer langen, eng am Wurzelkörper anliegenden Wurzelhaube umhüllt. Die Länge der Haube ist mitunter drei- bis viermal so groß wie der Durchmesser des Wurzelkörpers (Abb. 5.8).

Mit zunehmender Wärme genügt bei Wasserpflanzen der Schutz der Wurzelspitze durch die Zellen der Wurzelhaube vor vorzeitiger Wasseraufnahme von außen nicht mehr. Es tritt deshalb an die Stelle der Haube ein Sproßgewebe, die Wurzeltasche. Die Wurzeltasche besteht aus der Epidermis des Sprosses und aus 2-3 oder mehr angrenzenden Zellschichten. Zwischen Wurzeltasche und Wurzelkörper liegt ein Luftraum. Wasser kann in diesen nicht eindringen, weil die Wurzeln oft aufwärts gerichtet sind, und weil das im Laufe des Wachstums der Wurzeln abgerissene Ende der Tasche sich eng an den Wurzelkörper anlagert. Innerhalb der Wurzeltasche entstehen zahlreiche Seitenwurzeln 1. Ordnung (Abb. 5.9). Seitenwurzeln höherer Ordnung können diese Arten nicht bilden, weil nur Sproßwurzeln von einer Wurzeltasche umgeben werden können.

Einige Pflanzengruppen bilden keinen Überschuß an Assimilaten, d. h. die gebildeten Assimilate können laufend durch das Wachstum des Sprosses verwertet werden. Ihre Fähigkeit zu assimilieren ist gering. Sie haben eine stark reduzierte Blattfläche und leben größtenteils unter Wasser. Das Wasser ist außerdem häufig trüb. Daher fehlen ihnen Wurzeln. Beispiele dafür sind alle Vertreter des Wasserschlauches wie Kleiner W. (Abb. 6.1, 2) und Mittlerer W. (Abb. 6.3). Abschnitte der Blätter des Wasserschlauches sind in blasenartige Schläuche umgewandelt. Die verbindenden dünnen Teile des Blattes oder des Stengels ergrünen und können assimilieren. Eine scharfe Grenze zwischen Blatt und Stamm bzw. Stengel besteht nicht. Die Schläuche nehmen mit Hilfe von verzweigten, an der Mundöffnung stehenden Haaren Plankton, darunter auch Kleintiere, aus dem Wasser auf und können diese verdauen. Dadurch tragen sie wesentlich zur Ernährung der Pflanze bei. Mitunter wird das Plankton, soweit es nahe der Mundöffnung verbleibt, von Wasserbewohnern wieder entnommen (Abb. 6.4).

Der Vergleich von Wasserschläuchen mit anderen teilweise unter Wasser lebenden Pflanzen zeigt, daß nicht das reiche Angebot an Wasser, sondern, wie bereits hervorgehoben, der geringe Anteil an assimilierender Blatt- und Stengelfläche die Ursache des Fehlens von Wurzeln sind. Die Weiße Seerose mit ihrer großen Blattfläche bildet zahlreiche dicke Sproßwurzeln mit z. T. vielen feinen Seitenwurzeln (Abb. 6.5). Das Rindenparenchym der dicken Wurzeln ist weitgehend als Luftgewebe ausgebildet. Es enthält große, von zahlreichen Zellen umgebene Interzellularen. Verholzte, mehrstrahlige Haare, die vor allem an den Berührungsstellen mehrerer Zellkreise entstehen, sind kennzeichnend für den Bau dieser Wurzeln (Abb. 6. 6). Zahlreiche weitere teilweise im Wasser lebende Arten mit großer assimilierender Blattfläche wie Vertreter von *Eichhornia* entwickeln ebenfalls eine große Zahl von Wurzeln (KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1986). An einer Pflanze der Dickstengeligen Wasserhyazinthe fand WEBER (1953) 158 Sproßwurzeln mit einer durchschnittlichen Länge und Anzahl der Seitenwurzeln je cm sowie Länge der Seitenwurzeln von 23,3, 74 bzw. 4,2 cm. Die Gesamtlänge aller Wurzeln betrug 11.481 m, deren Oberfläche 7,31 m^2.



Abb. 6: - 1-4: ***Utricularia***, Wasserschlauch. - 1-3: Keutschacher Moor, Ktn. - 1, 2: ***U. minor***. Kleiner Wasserschlauch. - 3: ***U. intermedia***, Mittlerer Wasserschlauch. - 4: ***U. australis***, Südlicher Wasserschlauch. Rauth-Teich, Keutschach. Zu einem Verdauungsschlauch umgewandelter Blattabschnitt. - 5, 6: ***Nymphea alba***, Weiße Seerose. Schiefling, Wörther See, Ktn. - 6: Wie 5, Wurzel, quer.

2.2 Ausscheidung von Stoffen durch die Wurzelspitze zur Erschließung von Nährstoffen im Boden oder in Pflanzen

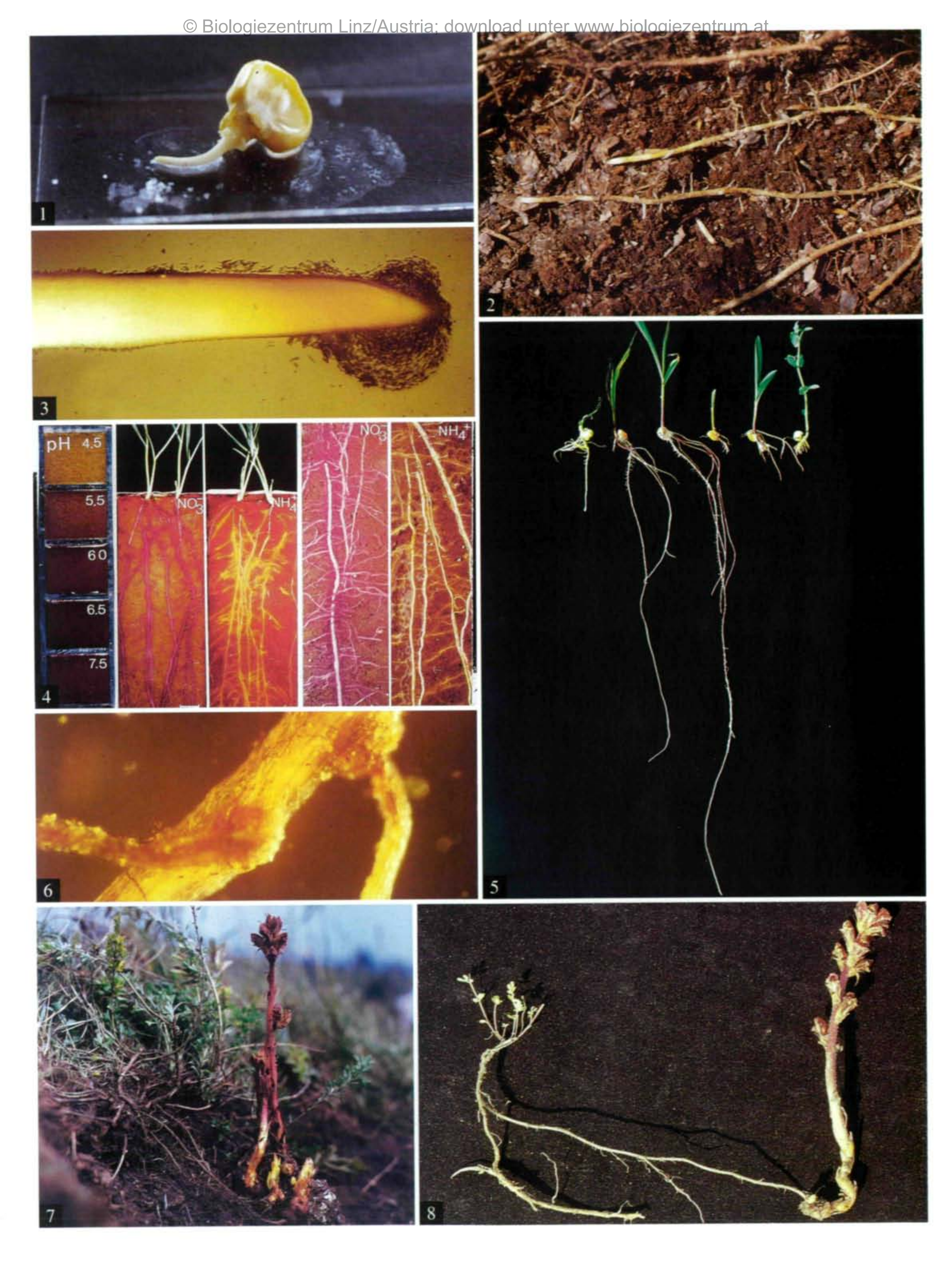
Die Aufschließung von Nährstoffen im Boden durch Wurzelausscheidungen ist von größter Bedeutung für das Wachstum der Pflanzen. Sie erfolgt vor der Wasseraufnahme durch die Wurzel. Damit wird die Bodenlösung in der unmittelbaren Umgebung der Wurzel, der Rhizosphäre, zunächst mit Mineralstoffen angereichert.

Die Ausscheidungen der Wurzel sind am deutlichsten zu sehen, wenn diese in Form von Schleim erfolgen (Abb. 7.1). Die langen, hellen Wurzelspitzen kennzeichnen die Zonen der intensivsten Ausscheidung von Stoffen (Abb. 7.2). Von den Wurzelhaaren werden ebenfalls Stoffe ausgeschieden. Die Schleimumhüllung der Wurzelspitze ist häufig asymmetrisch (Abb. 7.3). Der längste Schleimüberzug befindet sich an jener Wurzelseite, die mit den Bodenteilen in Kontakt tritt. Die Ausscheidungen der Wurzel verändern den pH-Wert des Bodens in unmittelbarer Umgebung der Wurzel, der Rhizosphäre (Abb. 7.4). Nähere Beschreibung bei RÖMHELD (1986).

Können die Wurzeln durch ihre Ausscheidungen keine Nährstoffe aufschließen wie beispielsweise bei Kulturen in destilliertem Wasser, sind sie gezwungen, reines Wasser aufzunehmen. Die Folge ist, daß das Wasser wegen mangelnder Ausbildung der Zellwandstruktur nicht in den Sproß weitergeleitet wird. Nach Verbrauch der Reservestoffe in den Samen vertrocknen die Pflanzen, beginnend von den Spitzen der Triebe bzw. der Blätter. Die Wurzelenden gleichen einem Schleimsack (Abb. 7.5, drei Pflanzen links). Ausreichende Versorgung mit Calcium in der Nährlösung sichert trotz geringer Wurzeloberfläche die Wasserversorgung des Sprosses (Abb. 7.5, drei Pflanzen rechts).

Die Ausscheidungen der Wurzel sind imstande, auch lebendes Gewebe anzugreifen. Schmarotzerpflanzen können auf diese Weise mit ihren Wurzeln in die Wirtspflanzen eindringen und Verbindungen mit den Leitelementen herstellen. Halbschmarotzer wie der Wiesen-Wachtelweizen treten nur mit den wasserleitenden Elementen der Wirtspflanzen in Verbindung (Abb. 7.6). Vollschmarotzer wie *Orobanche*-Arten stellen auch die Verbindung mit Assimilate leitenden Elementen her. Auffallend ist die große Verlängerung der Wurzelfäden, die aus den Samen der Schmarotzer hervorgehen, bevor sie in die Wirtspflanze eindringen. Die Wurzelfäden verdicken sich erst im Laufe des Erstarkungswachstums (Abb. 7.7, 8).

Abb. 7: - **1**, **3**: ***Zea mays***, Mais. - **1**: Keimling mit Wurzel, starke Schleimausscheidung. - **3**: Schleimbedeckung asymmetrisch. - **2**: ***Picea abies***, Fichte. Lange unverpilzte Wurzelenden. - **4**: ***Triticum sativum***, Sommer-Weizen und Zea mays, Mais. Einfluß der N-Form (NO_3^-/NH_4^+) auf den pH-Wert in der Rhizosphäre durch Wurzelausscheidungen. - **5**: ***Zea mays***, Mais und ***Pisum sativum***, Erbse. Links Wurzeln gewachsen in destilliertem Wasser, rechts in calciumreichem Wasser. - **6-8**: Halb- und Vollschmarotzerpflanzen. - **6**: ***Melampyrum pratense***, Wiesen-Wachtelweizen. Kopein ober Faakersee, Ktn., Halbschmarotzer auf ***Picea abies***, Fichte. - **7**: ***Orobanche gracilis***, Zierliche Sommerwurz, Vollschmarotzer auf ***Genista pilosa***, Haar-Ginster. N-Burgenland. - **8**: ***Orobanche gracilis***, Zierliche Sommerwurz, auf ***Lotus corniculatus***, Hornklee. Bärental, Karawanken, Ktn. - **3**: Aus RÖMHELD (1986).

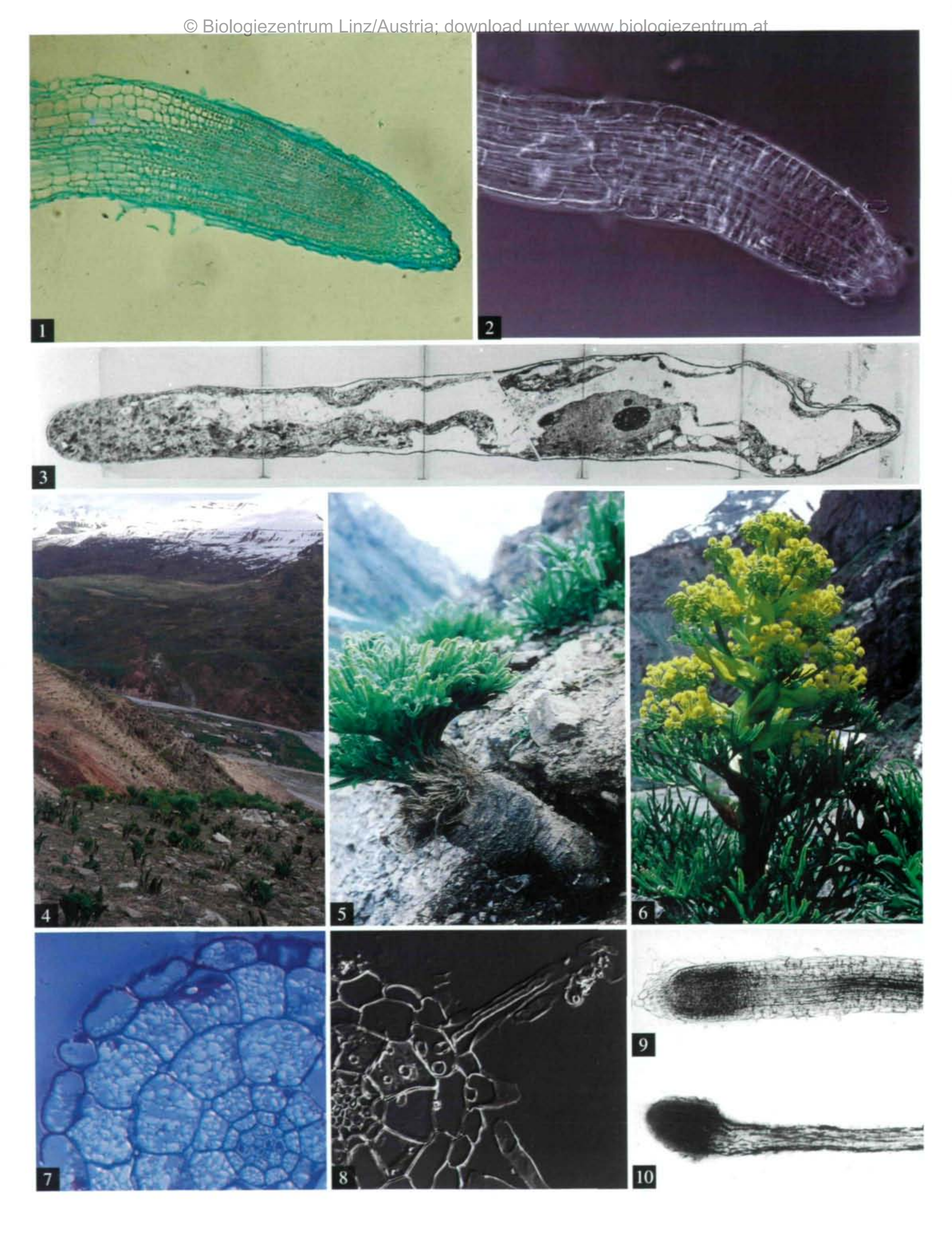

1
2
3
pH 4.5
5.5
6.0
6.5
7.5
NO_3^-
NH_4^+
NO_3^-
NH_4^+
4
6
5
7
8

2.3 Aufnahme von Wasser mit den darin gelösten Stoffen und deren Weiterleitung

Die Aufnahme von Wasser von außen beginnt mehr oder weniger weit von der äußersten Spitze des Wurzelkörpers entfernt. Die Entfernung hängt, wie bereits dargelegt, von der Länge der Umhüllung des Wurzelkörpers durch den Zellverband der Wurzelhaube oder durch deren Schleim bzw. durch die Wurzeltasche ab. Sie erfolgt meist stürmisch (SITTE in HIRSCH et al. 1973). Die Folge ist eine rasche Streckung der Zellen. Dabei können sich die kurz vorher noch in laufender Teilung befindlichen und daher energiereichen, in Längsrichtung schmalen Rhizodermiszellen bis auf das 30fache ihrer längsachsialen Ausdehnung strecken. Bei dikotylen Arten wie beispielsweise beim Wiesen-Kümmel umhüllen die Zellen der Haube die Spitze des Wurzelkörpers über eine Länge, die etwa dem 2,5 bis 3fachen der Breite des Wurzelkörpers entspricht (Abb. 8.1). Bei monokotylen Arten wie bei Gräsern frischer Standorte wird der kurze Zellverband der Haube durch eine Umhüllung des Wurzelkörpers mit dem Schleim der Haube gleichsam verlängert (Abb. 8.2). Innerhalb der Zone der Wasseraufnahme von außen, die als Streckungszone bezeichnet wird, erfolgt auch die Krümmung der Wurzel unter dem Einfluß der Schwerkraft. Sie steht in Zusammenhang mit der ebenfalls durch die Schwerkraft verursachten Asymmetrie der Haube. Allerdings kann die Asymmetrie der Haube auch durch einseitigen Kontakt der Wurzelspitze mit festen Gegenständen, durch chemisch verschiedene Zusammensetzung der Bodenlösung an den Seiten der Wurzel u. a. verursacht werden. In Abb. 8.1 ist die Haube an der Unterseite der Wurzel zweischichtig und länger, an der Oberseite einschichtig und kürzer.

Bei den Wurzelhaaren beginnt die Wasseraufnahme ebenfalls erst weiter von der Spitze entfernt. Die Schleimhülle des Wurzelhaares verhindert zunächst gleich wie die Wurzelhaube den Wassereintritt. Das rege Wachstum der Spitze bleibt dadurch länger erhalten. Es ist gekennzeichnet durch die Anreicherung von Golgi-Apparaten und Ansammlungen von ER in dem äußersten Bereich der Spitze (Abb. 8.3 aus BARMICHEVA & DANILOVA 1973). Erst weiter von der Spitze entfernt, wo sich der Plasmabelag von der Zellwand infolge Plasmolyse entfernt hat, beginnt die Zone der Wasseraufnahme von außen. Die Zellwand ist in diesem Bereich sehr dünn. Daher erfolgt je nach Wasserangebot nicht nur die Wasseraufnahme, sondern auch die Wasserabgabe von und nach außen sehr rasch.

Abb. 8:- 1: ***Carum carvi***, Wiesen-Kümmel. Keimpflanze, Spitze des Wurzelkörpers über eine große Länge von Zellen der Haube bedeckt. Infolge Horizontalstellung durch Einwirkung der Schwerkraft, Ende der Haube und Beginn der Wasseraufnahme von außen, d. h. der Streckungszone, früher. - 2: ***Phleum pratense***, Wiesen-Lieschgras. Keimpflanze, Spitze des Wurzelkörpers, kurz von Zellen der Haube, anschließend lang mit Haubenschleim bedeckt, erst danach Wasseraufnahme von außen. - 3: ***Raphanus sativus***, Rettich. Wurzelhaar, Spitze von Schleim umhüllt, anschließend Wasseraufnahme von außen. Nach Wasserverlust Plasmolyse. - 4-6: ***Ferula***, Fenchel. N Duschanbe, Tadschikistan. - 4, 5: ***F. seraphshanika***.- 6: ***F. gigantea***, Riesen-Fenchel. - 7: ***Eleocharis uniglumis***, Einspelzige Sumpfbinse. Postalm, Strobl, OÖ, Wurzel, quer. - 8: ***Bromus inermis***, Wehrlose Trespe. Pressegger See, Gailtal, Ktn., Wurzel, quer. - 9, 10: ***Phleum pratense***, Wiesen-Lieschgras. - 9: Seitenwurzel in Wasser liegend, ungeschrumpft. - 10: Durch Wasserentzug mit Einschlußmittel W 15 von ZEISS, hinter der Wurzelhaube geschrumpft. - 3: Aus BARMICHEVA & DANILOVA (1973). - 7, 8: Aus KUTSCHERA & LICHTENEGGER (1982). - 9, 10: Aus KUTSCHERA-MITTER (1971).


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10

2.4 Speicherung von Assimilaten und Wasser mit den darin gelösten Stoffen in der Wurzel

Die Festlegung der zugeführten Assimilate im Wurzelkörper in Form von Speicherstoffen wie Stärke beginnt in größerem Umfang erst nach der Wasseraufnahme von außen. Schwankungen im Wärme- und Wasserangebot begünstigen die Speicherung. In den trockenen Berggebieten Tadschikistans, nördlich Duschanbe, bildet *Ferula seraphshanika* eine Polwurzel, deren rübenförmig verdickter Teil ein Gewicht von 3 kg und mehr erreichen kann. An den mageren Hängen der Berge ist sie in der subalpinen Stufe stellenweise die vorherrschende Art (Abb. 8.4, 5). Erst nach etwa 10jährigem vegetativem Wachstum ermöglichen die angesammelten Speicherstoffe das Blühen der Pflanze. Besonders prächtig sind die Blütenstände der in den tieferen, wärmeren Lagen wachsenden *F. gigantea* (Abb. 8.6).

Auch in sehr dünnen Wurzeln kann ein großer Teil des Gewebes der Speicherung dienen. In einer 0,1 mm dicken Wurzel der Einspelzigen Sumpfbinse beträgt der Anteil der Rinde und damit des Speichergewebes 93-95 %. Nur 5-7 % des Durchmessers der Wurzel nimmt der Zentralzylinder als vorwiegend leitendes Gewebe ein (Abb. 8.7). Die gespeicherten Assimilate dienen auch Wurzelpilzen als Nahrung. Die Pilzhyphen dringen entlang der Wurzelhaare in die Wurzeln ein. Die Eindringungsstelle liegt meist angrenzend an die mit Schleim bedeckte Spitze des Wurzelhaares, wo die Zellwand am zartesten ist, und der Wassereintritt am raschesten erfolgt (Abb. 8.8 vgl. Abb. 8.3).

Mit Beginn der Wasseraufnahme von außen erfolgt auch die Speicherung von Wasser. Die gestreckten Zellen der Rinde behalten ihr Wasser, solange kein Wasserentzug von außen oder durch innere Gewebe einsetzt. Dies ist vor allem dann der Fall, wenn weiterhin Wasser von außen aufgenommen und dem Sproß zugeleitet werden kann (Abb. 8.9). Der Wasserentzug von außen war besonders deutlich nach dem Einlegen der Wurzel in ein Entwässerungsmittel von ZEISS zu sehen (Abb. 8. 9). Die reichlich Wasser enthaltenden Gewebe der Rinde schrumpften sehr stark. Unverändert verblieben weitgehend die vom Schleim der Haube bedeckte wasserarme Spitze des Wurzelkörpers und der Zentralzylinder (Abb. 8.10). Das in der Wurzelrinde gespeicherte Wasser trug in einem Wiesen-Rispengras reichen Weiderasen wesentlich dazu bei, daß der Bestand nach fünfwöchiger Trockenperiode trotz geringer wasserhaltender Kraft des schotterreichen Bodens frisch grün verblieb. Sprengers Spargel, *Asparagus sprengeri*, speichert durch knollenförmige Verbreiterung der Wurzelrinde große Mengen an Wasser. Er kann daher als Topfpflanze mitunter wochenlang, ohne gegossen zu werden, überleben.

2.5 Beispiele von Verankerungen der Pflanzen mit Hilfe der Wurzeln

Mit dem Übergang vom Leben im Wasser zu jenem auf dem Land ergab sich zwangsläufig die Verankerung der Pflanzen und damit die Einengung ihres Lebensraumes. Die Verankerung erfolgt je nach Beschaffenheit des Standortes und der genetischen Veranlagung in verschiedener Weise. Grundsätzlich verankern sich die Pflanzen auf stärker belichteten Standorten besser als auf schwach belichteten. Denn bei stärkerer Belichtung erfolgt eine größere Zufuhr von Assimilaten in der Wurzel. Das Ergebnis ist ein stärkeres Wurzelwachstum.

Einen entscheidenden Einfluß auf die Verankerung übt auch die räumliche Verteilung der Wurzelmasse aus. Geringe Temperatur- und Feuchteschwankungen im Boden führen infolge flacher Bewurzelung zu einseitiger seitlicher Verankerung. Tiefer in den Boden eindringende Wärme- und Feuchteschwankungen bewirken zusätzlich eine verstärkte vertikale Verankerung durch das größere Tiefenstreben der Wurzeln.

Ein eindrucksvolles Beispiel dafür ist der Wurzelverlauf von ***Eucalyptus spec.*** in Australien. Infolge der hohen Oberbodentrockenheit verlaufen die kräftigen obersten Seitenwurzeln knapp unter Flur. Ihre Austrocknung wird durch die Wasserzufuhr vom Pflanzenkörper verhindert. Das Abwärtswachsen der Polwurzel wird durch die tief reichenden Wärme- und Feuchteschwankungen begünstigt. Erst wenn diese nachlassen und dadurch das geotrope Wachstum aufhört, verläuft sie mit ihren Verzweigungen ebenfalls seitwärts (Abb. 9.1). Noch anschaulicher ist dieser Vorgang in Abb. 9.2 zu sehen. Die obersten Seitenwurzeln wenden sich an dem Baum, der tiefer in der Erosionsrinne steht, zunächst aufwärts, dann erst seitwärts. Die tiefer abzweigenden Seitenwurzeln wachsen zunächst bogenförmig abwärts, dann wieder seitwärts.

Verstärkt wird die Verankerung im Boden durch die rübenförmige Verdickung der Polwurzel. Auch sie wird in den wärmeren Gebieten durch Wechseltemperaturen begünstigt. Nicht umsonst stammen die Wildformen unserer rübenförmigen Kulturpflanzen wie die Möhre oder die Zuckerrübe aus diesen Gebieten. Wenn die Wurzelspitzen der rübenförmigen Polwurzeln sich berühren und dadurch eine Asymmetrie der Haube entsteht, können sich die Polwurzeln von zwei Pflanzen gegenseitig umwinden. Baumwurzeln können miteinander verwachsen und dadurch die Verankerung verstärken.

Abwandlungen in der Verankerung entstehen durch den sogenannten Wurzelzug auf Grund der Wurzelverkürzung. Er entsteht durch die Querfaltung des oberen, verdickten Teiles der Polwurzel wie am Beispiel des Wiesen-Bärenklau (Abb. 9.4). Zustande kommt er meist durch die Faltung des Bastes und der Borke wie beim Wiesen-Kümmel (Abb. 9.5). Der Sinn der Verkürzung ist die Verlagerung der Erneuerungsknospen in tiefere Bodenschichten, um sie vor Frost zu schützen. Mit dem Alter nimmt die Fähigkeit zur Wurzelverkürzung ab. WEHSARG (1935) sieht darin einen Grund für das Absterben ausdauernder Pflanzen.

Feste Verankerungen bewirken auch Wurzelhaare. So z. B. verankert sich der Efeu, ***Hedera helix***, durch zahlreiche Wurzelhaare, die von verkürzten Sproßwurzeln ausgehen. Der Schleim der Wurzelhaare führt zur Haftung an Steinen, Mauern (Abb. 9.6) oder an Holz (Abb. 9.7).

Beschattung verringert die Verankerung durch geringe Wurzelbildung. Die Stengelumfassende Gelbdolde, die nur zeitweise voll besonnt ist (Abb. 9.8, 9), bildet unter dem Blätterdach nur ein kümmerliches Polwurzelsystem.

2.6 Besonderheiten des Richtungswachstums des Sprosses und der Wurzel

Äußerst ungewöhnlich ist es, wenn Wipfeltriebe von Bäumen wie jene der Rot-Kiefer nicht aufwärts, sondern abwärts wachsen (Abb. 10.1, 2 und KUTSCHERA et al. 1997). Die Ursache ist das Fehlen eines ausreichenden hydrostatischen Druckes. Diese Erkenntnis ergibt sich aus der Stammesgeschichte und aus der Besonderheit der Wuchsorte, auf denen ein gegensätzliches geotropes Wachstum des Sprosses stattfindet. Der Wuchsort der dargestellten Krüppel-Kiefern (Abb. 10.1-6) liegt in der Schütt, dem Absturzgebiet der Villacher Alpe. Der Block-


1
2
3
4
5
6
7
8
9

schutt aus Kalk und Dolomit, der vom Bergsturz des Jahres 1348 stammt, weist nur sehr wenig Feinsediment auf. Die Humusauflage ist ebenfalls gering oder überhaupt fehlend. Die sich ausbreitenden Wurzeln pressen sich daher meist unmittelbar an den Stein an, und können dadurch wenigstens Haftwasser aufnehmen (Abb. 10.3-5). Doch schon kurze Trockenperioden bewirken, daß nur wenig oder kein Wasser mehr von außen aufgenommen werden kann. Dies hat zur Folge, daß die Pflanzen ihr Wachstum nur mit den spärlichen Wasservorräten fortsetzen können. Dadurch sinkt der hydrostatische Druck im Bereich der Streckungszone der Zellen, in dem das Richtungswachstum stattfindet, so weit ab, daß sich der Sproß nicht mehr aufrichten kann. Außerdem führt der Wassermangel zu starker Verkürzung der Nadellängen. Bei aufrecht wachsenden Bäumen, deren Wurzeln feinerdereiche Schichten mit höherer wasserhaltender Kraft erreichen konnten, waren die Nadeln bis über viermal so lang wie bei verkrümmten Bäumen, deren Wurzeln im blanken Schutt verliefen (Abb. 10.6).

Die Aufwärtsstellung der Triebe bei ausreichendem hydrostatischen Druck bleibt nur dann erhalten, wenn das Gewebe der reaktionsfähigen Streckungszone in seiner späteren Entwicklung ausreichend verfestigt wird. Ist dies nicht der Fall, können sich die Spitzen des Sprosses um 180° drehen. Die Zweigenden einer Tanne, die im Frühjahr geschlägert wurde, drehten sich durch den Abfall des hydrostatischen Druckes um 180° (Abb. 10.7). Bei krautigen Pflanzen wie dem Kleinen Habichtskraut bewirkt das Abfallen des hydrostatischen Druckes in einer Trockenzeit die Umkehr der Blätter (Abb. 10.8).

Die Steif-Segge bildet im Verlandungsbereich von Teichen, langsam fließenden Flüssen und Altarmen von Flüssen bei stärkeren Wasserschwankungen hoch aufragende Bülte. Sie entstehen durch stockwerkartig nach oben wachsende Sproßachsen (Abb. 11.1). Entlang der Bülte wachsen die Sproßwurzeln, die vor allem an Achsenverzweigungen entspringen, abwärts. Die abwärts wachsenden Wurzeln haben einen schmalen Zylinder und eine sehr breite Rinde. Die Zahl ihrer Wurzelhaare ist oft gering (Abb. 11.2). Bei häufiger Überschichtung mit Sedimenten durch Hochwasser bildet die Steif-Segge niedrige Horste mit seitwärts und aufwärts wachsenden Wurzeln (Abb. 11.3). Die seitwärts verlaufenden Wurzeln haben einen breiten Zentralzylinder und eine etwas schmälere Rinde. Die dicht stehenden Wurzelhaare umkleiden sie wie ein Pelz (Abb. 11.4). Bei den aufwärts wachsenden Wurzeln ist das Verhältnis von Zentralzylinder zur Rinde noch enger. Außerdem nimmt die Breite und das Ausmaß der Verfestigung des äußeren Rindenparenchym sehr stark zu (Abb. 11.5). Wurzelhaare können nicht mehr entstehen. Diese Veränderungen des inneren Baues der Wurzel zeigen, daß das Wasserangebot das Richtungswachstum mit Hilfe der Schwerkraft entscheidend beeinflußt.

Das gleiche geht aus dem Verlauf der Wurzeln von *Avicennia marina* hervor, die in den Mangroven der Ostküste Australiens wächst. Auch hier führt die Ablagerung von Schlamm durch den Gezeitenhub zum Flachstreichen der Wurzeln und zum Aufwärtswachsen der Seitenwurzeln. Die Ursache ist, daß bei gleichmäßigem Wasserangebot im ständig feuchten Boden die Wurzeln an ihrer Oberseite nicht so viel Wasser verlieren, um ihre Aufrichtung zu

Abb. 9: - **1**, **2**: ***Eucalyptus spec.*** Nahe Wagga-Wagga, NSW, Australien. - **3**: ***Daucus carota***, Möhre. Mittleres Ennstal, Stmk., Polwurzeln zweier Pflanzen durch Haptotropismus verwunden gewachsen, Asymmetrie der Haube durch Berührung - **4**: ***Heracleum sphondylium***, Wiesen-Bärenklau. Ort wie **3**, Wurzel-Aufsicht. - **5**: ***Carum carvi***, Wiesen-Kümmel. Ort wie **3**, Wurzel, längs. - **6**, **7**: ***Hedera helix***, Efeu. Klagenfurt, Ktn. - **6**: An Mauer. - **7**: An Holz, Wurzel, quer. - **8**, **9**: ***Smyrnium perfoliatum***, Stengelumfassende Gelbdolde. Sales bei Triest, Italien. - **8**: Übersicht. - **9**: Freigelegte Pflanze.


1
2
3
4
5
6
7
8

erzwingen. Erst die Seitenwurzeln, die an der Oberseite der waagrecht verlaufenden Wurzeln entspringen, über die gleichmäßig feuchten Bodenschichten emporragen und daher mehr Wasser verlieren, wachsen aufwärts. Ihr extrem xeromorpher Bau weist auf den Wassermangel hin, unter dem sie sich entwickelt haben (Abb. 11.6, 7).

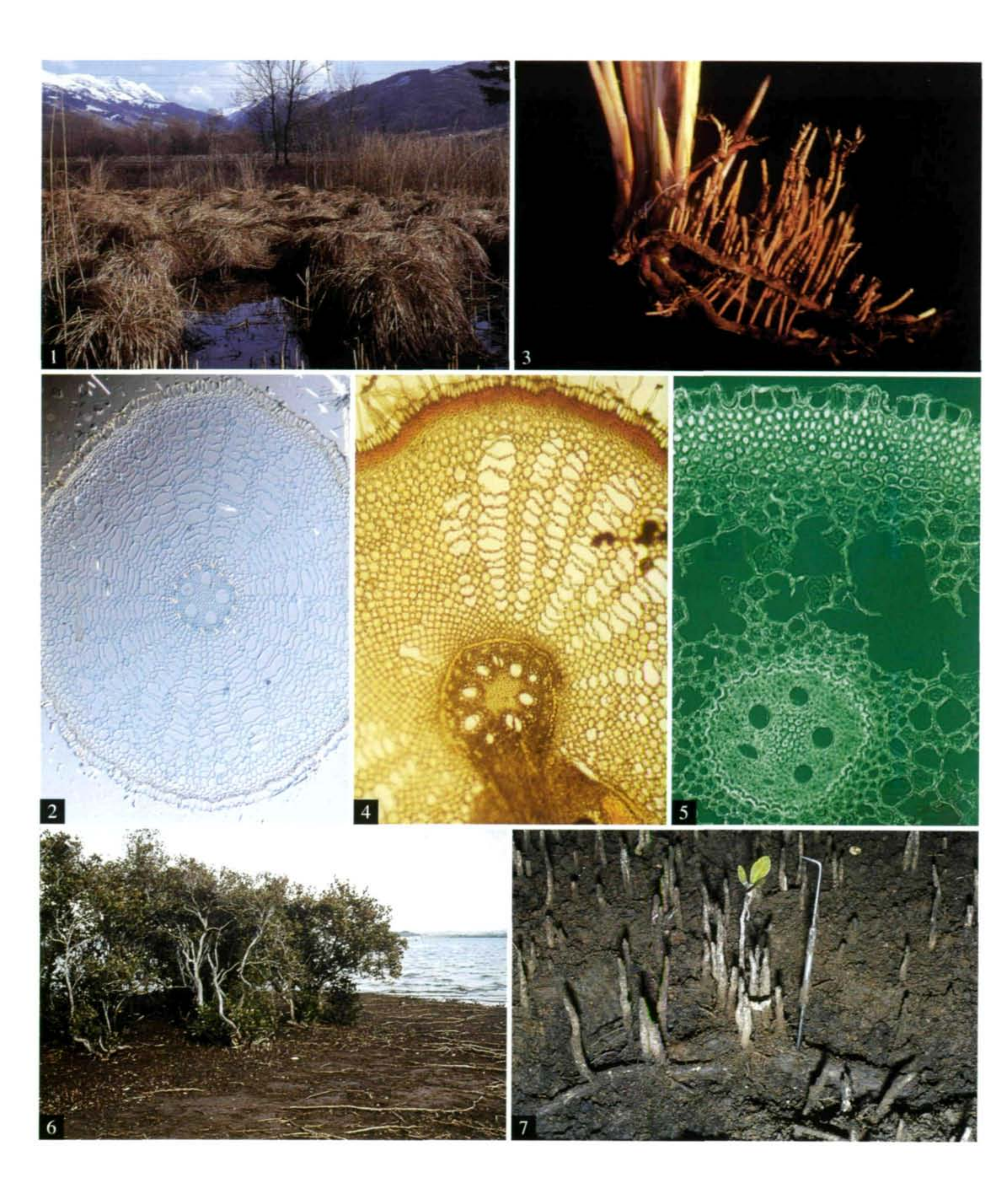
Das Aufwärtswachsen der Seitenwurzeln an horizontal verlaufenden Wurzeln hängt bereits mit ihrer Anlage zusammen. Durch die stärkere Transpiration an der Oberseite der waagrecht verlaufenden Wurzeln infolge der Schwerkraft wird der Stofftransport zur Oberseite gefördert. Damit wird die Entstehung von Vegetationspunkten zur Bildung von Seitenwurzeln begünstigt. Der xeromorphe Bau dieser Wurzeln ist eine weitere Folge der erhöhten Transpiration mit zunehmender Entfernung von der durchfeuchteten Bodenoberfläche. Die Schwerkraft verursacht diese erhöhte Transpiration, weil Wasserdampf leichter ist als Luft.

2.7 Symbiose der Wurzel mit Bakterien

Zur Bildung von Wurzelknöllchen sind alle Leguminosen befähigt (Abb. 12.1). Wurzelknöllchen entstehen durch Infektion der Wurzel mit Bakterien des Formenkreises Rhizobium. Die Bakterien dringen vorwiegend über Wurzelhaare in die Wurzel ein. Ort der Eindringung ist meist der am leichtesten durchdringbare Bereich hinter dem mit Schleim bedeckten Spitzenteil des Haares. Die Bakterien liegen in einem "Infektionsschlauch", der die Zellen durchzieht. Nach dem Austreten aus dem Schlauch verändern die Bakterien ihre Gestalt. In der neuen Form werden sie als Bakterioide bezeichnet. Sie liegen einzeln oder in Gruppen in einem im Elektronenmikroskop transparent erscheinenden Raum innerhalb des Zytoplasma. Stoffe der Wirtspflanzen gelangen durch schmale Tubuli in diesen Raum. Die Bakterioide breiten sich in den Zellen des Rindenparenchym von Seitenwurzeln aus (DART 1975). Die Knöllchen sind demnach umgewandelte Seitenwurzeln (Abb. 12.2). In der in Abb. 12.3 dargestellten Ausformung des Knöllchens wird das Knöllchen noch von der Rinde der Mutterwurzel umgeben.

Große Mengen von Assimilaten der Wirtspflanze ermöglichen eine intensive Tätigkeit der Bakterioiden. Die günstigen Lebensbedingungen bewirken, daß sie nur 5-10 mg Kohlenhydrate benötigen, um 1 mg N_2 zu binden. Die im Boden frei lebenden Acetobacter-Arten brauchen dazu 50-150 mg Kohlenhydrate, die sie der organischen Substanz des Bodens entnehmen. Beide Formenkreise enthalten Nitrogenase, mit deren Hilfe sie den elementaren Stickstoff der Luft binden.

Abb. 10: 1- 6: ***Pinus sylvestris***, Rot-Kiefer, auf Blockschutt aus Dolomit und geringem Anteil an Kalk, Schütt, Bergsturzgebiet der Villacher Alpe, Ktn. - 1: Waagrechtes und abwärts gerichtetes Wachstum des Sprosses der Kiefer infolge zu geringen hydrostatischen Druckes. - 2-5: Wachstum wie bei 1, mit freigelegter Wurzel. Wurzeln an das Gestein angepreßt, Wurzelraum mit sehr geringer wasserhaltender Kraft. - 6: linkes Nadelpaar eines aufwärts wachsenden Baumes, mittleres und rechtes von abwärts wachsenden Bäumen. - 7: ***Abies alba***, Tanne, umgedrehte Zweigenden infolge Abfallen des hydrostatischen Druckes nach der Schlägerung des Baumes im Frühjahr. Obervellach, Ktn. - 8: ***Hieracium pilosella***, Kleines Habichtskraut, Umkehr der Blätter infolge Rückgang des hydrostatischen Druckes nach länger dauernder Trockenheit. Mittleres Ennstal, Stmk.


1
3
2
4
5
6
7

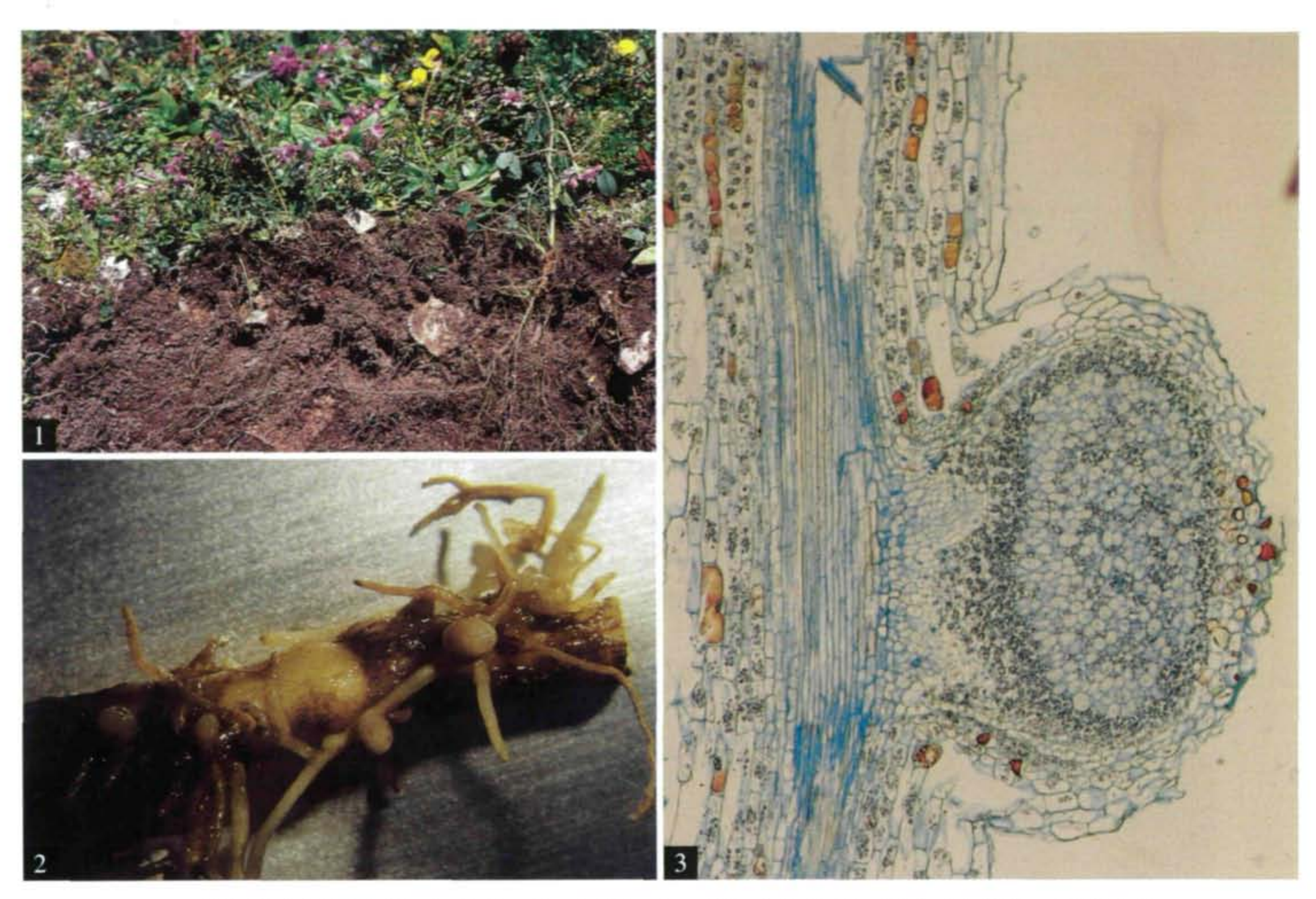


Abb. 12: 1, 2: ***Trifolium badium***, Braun-Klee. Villacher Alpe, Ktn. - **1**: Übersicht. - **2**: Wurzelknöllchen und Seitenwurzeln. **3**: ***Lotus corniculatus***, Hornklee. Mittleres Ennstal, Stmk., Wurzelknöllchen, quer, Wurzel längs.

Mit Hilfe der Knöllchenbakterien werden große Mengen Stickstoff in pflanzenverfügbarer Form bereitgestellt. Innerhalb von 2 Monaten kann die N_2-Fixierung Werte um 200 kg/ha erreichen (ZIEGLER in STRASBURGER, 1991). Voraussetzung sind günstige Lebensbedingungen wie ausreichende Erwärmung, reiche Belichtung, mineralstoffkräftiger und gut durchlüfteter Boden mit einem pH-Wert zwischen 6-8.

Abb. 11: - 1-5: ***Carex elata***, Steif-Segge. - **1**, **2**: Mittleres Ennstal, Stmk. - **1**: Steif-Seggen Bestand. - **2**: Abwärtswachsende Wurzel, quer. - **3-5**: Paltental, Stmk. - **3**: Teil einer freigelegten Pflanze. - **4**, **5**: Aus **3**, quer. - **4**: Waagrechte Wurzel. - **5**: Aufrechte Wurzel. - **6**, **7**: ***Avicennia marina***, Mangroven Formation. Nahe Brisbane, Queensland, Australien. - **6**: Übersicht. - **7**: Ausschnitt aus **6**.

In der Landwirtschaft wurde die bodenverbessernde Wirkung der Stickstoff sammelnden Pflanzen frühzeitg erkannt und nutzbar gemacht. THEOPHRAST berichtete davon schon im 4. Jahrhundert. In der Mitte des 17. Jhdts. wurde an Stelle der Brache der Kleeschlag in die Drei-Felderwirtschaft eingeführt. Im biologischen Landbau beruht die Stickstoffversorgung der Pflanzen zum Großteil auf der Basis der N_2-Fixierung durch die Knöllchenbakterien.

2.8 Symbiose der Wurzel mit Pilzen zur besseren Aufschließung von Stoffen aus dem Abfall der Pflanzen

Die Wurzelpilze haben die Fähigkeit, abgestorbene Pflanzenteile abzubauen, auch wenn diese schwer zersetzbar sind. Darin liegt ihre große Bedeutung für das Leben der Pflanzen. Ihre Zellwände bestehen im Gegensatz zu jenen der übrigen Pflanzen in der Regel aus Chitin und nicht aus Zellulose. Die Zellen der Pilze enthalten Fermente, die Zellulose zersetzen. Fehlen Wurzelpilze, kann dies verheerende Folgen für die Pflanzenbestände haben. Vorübergehend kann es allerdings wirtschaftlich gesehen von Vorteil sein.

So unterdrückt unzersetzt bleibender Bestandesabfall von Monokulturen der Land- und Forstwirtschaft das Aufkommen anderer Arten. Auf einer Tee-Plantage (Abb. 13.1) förderte man dies durch Belassen des Rückschnittes der Sträucher auf der Fläche. Auf einem angrenzenden Bestand mit *Pinus taeda* verhinderte allein der Bestandesabfall der aufgeforsteten Bäume das Aufkommen irgendeiner anderen Pflanze. In dem 16jährigen Bestand hatte der Abfall an Nadeln bereits eine Höhe von nahezu 15 cm erreicht. Offensichtlich fehlten Wurzelpilze, die die Nadeln hätten zersetzen können. Trotzdem zeigte der Bestand unvermindert ein relativ gutes Wachstum (Abb. 13.2).

Ähnlich gehemmt war dem Vernehmen nach die Zersetzung des Bestandesabfalles in *Eucalyptus*-Forsten, vor allem in dem Bundesstaat Mato Grosso do Sul von Brasilien. Es hatten sich dadurch große Mengen abgestorbener Pflanzenreste angesammelt, die zu einer Invasion von roten Ameisen führten. Dabei vermehrten sich die Ameisen derart, daß sie auch die lebenden Pflanzen angriffen. So hatten nach Berichten im Jahr 1986 Milliarden von Feuerameisen in wenigen Jahren in diesem Bundesstaat 230.000 Hektar Eukalyptuswald vernichtet. Auch die *Eucalyptus*-Bestände hatten sich trotz fehlender Wurzelpilze gut entwickelt. Die Ursache war wie bei dem *Pinus taeda*-Bestand eine gute Nährstoffversorgung durch die Aufforstung auf mehrmals gedüngtem Ackerland bzw. durch die Düngung der Forstkultur. Eine Freisetzung von Nährstoffen aus dem Bestandesabfall durch Pilze war daher nicht nötig. Die unverpilzten Wurzelspitzen und die anschließenden Abschnitte der Wurzel mit Wurzelhaaren (Abb. 13.3, 4) entnehmen dem Boden die Nährstoffe, ungeachtet ob diese den Vorräten des Bodens, der Düngung oder dem eigenen, durch die Pilze zersetzten Bestandesabfall entstammen.

Die große Bedeutung der Wurzelpilze für die Versorgung der Pflanzen war in einem durch SO_2- und SO_3-Abgase schwer geschädigten Gebiet nahe Villach zu ersehen. Durch sauren Regen und durch Humussäuren war der Basengehalt besonders in den oberen Bodenschichten stark vermindert worden. Die flurnah verlaufenden Wurzeln der Buchen, die auf der Fläche von einem ehemaligen Mischwald allein übrig geblieben waren, bildeten ein feinverzweigtes dichtes Wurzelnetz. Von diesem richteten sich zahlreiche stark verpilzte Wurzelspitzen aufwärts und durchdrangen die aufliegenden Schichten aus Buchenblättern.

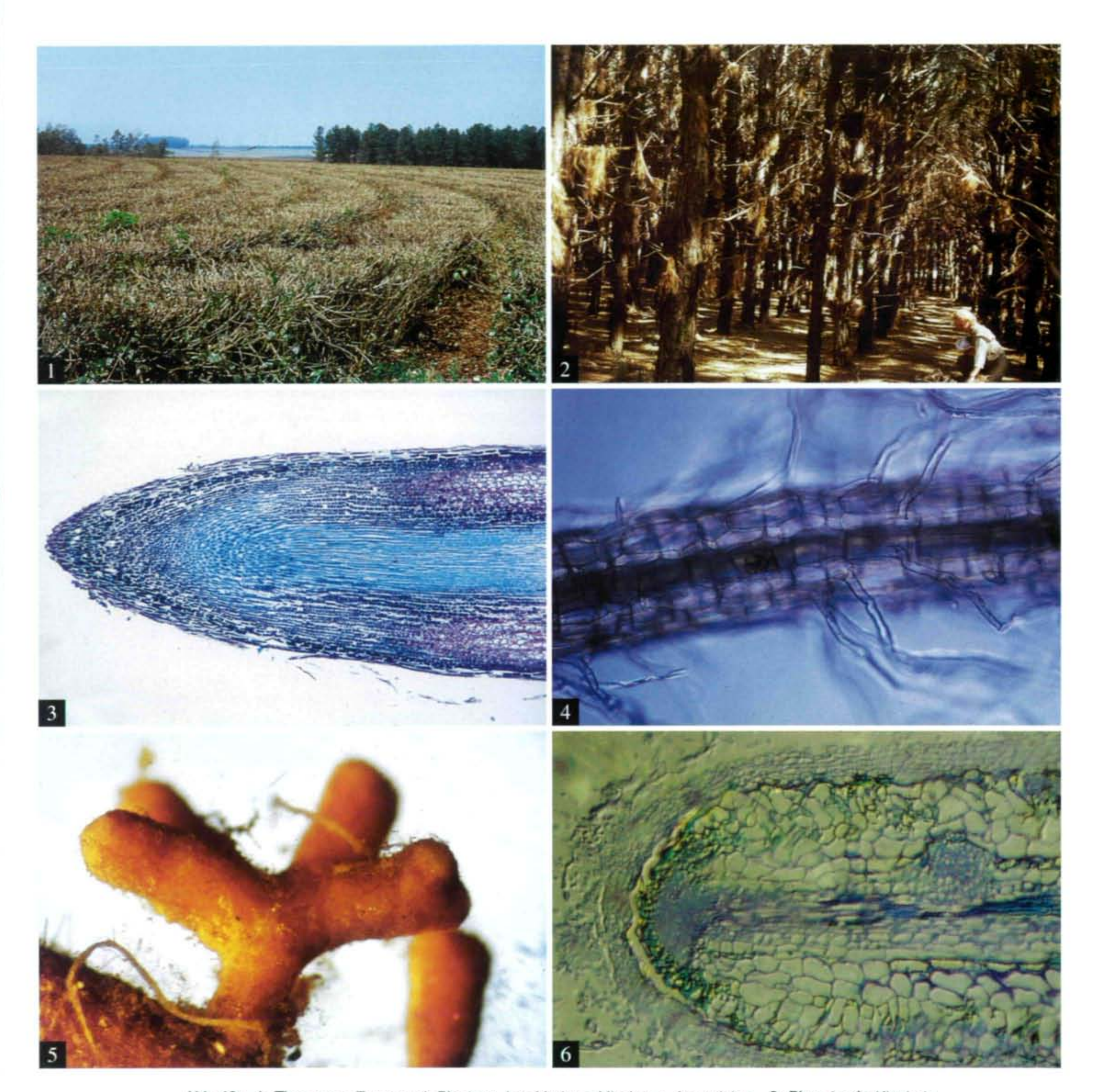


Abb. 13: - 1: ***Thea spec.***, Teestrauch-Plantage. Las Marinas, Missiones, Argentinien. - **2**: ***Pinus taeda***, Kienholz-Kiefer. Ort wie **1**, Anpflanzung. - **3-5**: ***Pinus sylvestris***, Rot-Kiefer. - **3**: W-Schweiz, Wurzelspitze, längs. - **4**, **5**: Melk, NÖ. - **4**: Unverpilzte Seitenwurzel. - **5**: Verpilzte, verzweigte Seitenwurzel. - **6**: ***Fagus sylvatica***, Rotbuche. Arnoldstein, Ktn., verpilzte Wurzel, längs. - **3**: Aufnahme von TURNER (1983), Eidgenössische Anstalt für das forstliche Versuchswesen, Birmensdorf, Schweiz.

Die verpilzten Wurzelspitzen können nicht oder nur in geringer Menge Wasser und Nährstoffe von außen aufnehmen. Ihr Streckungswachstum wird dadurch frühzeitig unterbunden. Die in reichlichem Maße zugeführten Assimilate führen zu einer starken Verzweigung der Wurzeln (Abb. 14.5). Ein Schnitt durch die Spitze einer derartigen Verzweigung zeigt die Stauung der Nährstoffzufuhr und die entsprechende Veränderung des Gewebes in der unmittelbaren Spitze der Wurzel und die Verhinderung des Streckungswachstums, namentlich der Rhizodermiszellen, durch den umgebenden Mantel aus Pilzhyphen. Die Anlage einer Seitenwurzel erfolgte in kurzer Entfernung von der Wurzelspitze (Abb. 14.6).

2.9 Fallweise Assimilation durch die Wurzel und Austausch von Luft, angereichert mit CO_2 oder O_2, mit dem Sproß

Die Wurzeln können assimilieren, doch haben sie im Gegensatz zu Blättern kein eigenes Assimilationsgewebe. Das Ergrünen erfolgt vor allem in den Zellen der Rinde der Wurzel, d. h. solange die Wurzel sich im primären Wachstumszustand befindet. Einkeimblättrige Arten, bei denen meistens die Rinde erhalten bleibt wie Gräser und Sauergräser, haben daher öfter als Zweikeimblättrige Arten ergrünte Wurzeln. Unter Lichteinfluß werden die Leucoplasten, die farblosen Vorstufen der Chloroplasten, in diese umgewandelt.

Bei der dicotylen Art, dem Fieberklee, dessen vorwiegend im Wasser lebende Wurzeln die Rinde nicht verlieren, können diese unter Wasser ergrünen, wenn dieses Wasser wie ein Gebirgsbach glasklar ist (Abb. 16.1). Sobald die Wurzeln in den Boden eindringen, bleiben sie weiß. Entnimmt man die Pflanze dem Wasser und dem Boden und hängt sie wieder in das Wasser ein, so schwimmen vor allem die im Boden gewachsenen, wenig verfestigten Teile infolge ihres hohen Luftgehaltes aufwärts (Abb. 16.2). Die Interzellularen sind größer als bei Pflanzen, die nicht im Wasser oder auf stark durchnäßtem Boden wachsen. Sie werden von einer größeren Zahl von Zellen umgrenzt (Abb. 14. 3, 4).

Die größere Weite der Interzellularen erleichtert den Luftaustausch zwischen Wurzel und Sproß. In der Wurzel wird durch die Atmung die Luft mit CO_2 angereichert, im Sproß durch die Assimilation mit O_2. Assimilierende Wurzeln ermöglichen den teilweisen Ausgleich innerhalb der Wurzel selbst durch die Unterschiede im Ausmaß der Atmung und der Assimilation während Tag und Nacht.

2.10 Bildung von Wurzelknospen zur Erhaltung und Vermehrung der Pflanzen

Wurzelknospen als Anlage neuer Sprosse entstehen in unmittelbarer Verbindung mit den Leitungsbahnen der Wurzel. Bei der Pfeilkresse, *Cardaria draba*, und dem Scheibenschötchen, *Peltaria alliacea*, erfolgt ihr Entstehen durchwegs in zwei Reihen entsprechend dem zweisträngigen Zentralzylinder. Wurzelknospen sind innerhalb der Zweikeimblättrigen Arten weit verbreitet. Den Einkeimblättrigen fehlen sie mit einigen Ausnahmen. So schreitet beim Herzblättrigen Zweiblatt, *Listera cordata*, die Wurzelspitze zur Knospenbildung. Die Wurzelknospe entsteht daher bei diesen nicht wie bei den Zweikeimblättrigen seitlich an der Wurzel.

Welche äußeren Bedingungen diese Umwandlung der Spitze oder das seitliche Entstehen von Sproßgewebe in der Wurzel bewirken, ist noch nicht ausreichend bekannt. Auffallend ist,

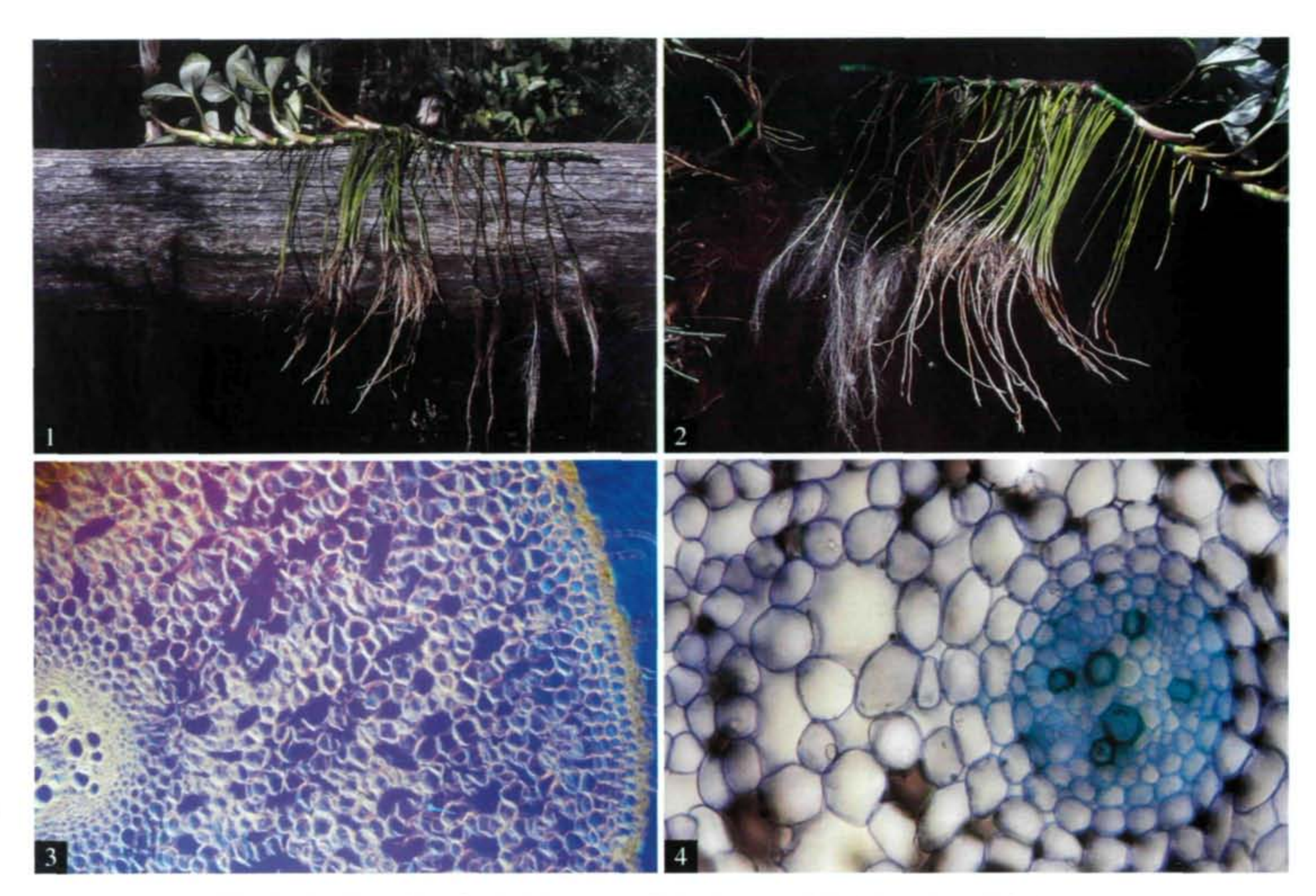


Abb. 14: - **1-3:** ***Menyanthes trifoliata***, Fieberklee. - **1**, **2**: Spechtensee, Zufluß, Mittleres Ennstal, Stmk. - **1**: Dem Wasser und Boden entnommen. - **2**: Wieder in das Wasser eingehängt. - **3**: Keutschacher Moor, Ktn., Sproßwurzel, quer. - **4**: Seitenwurzel, quer, Aufnahme von GOLLER.

daß sie bei den in Mitteleuropa heimischen Wolfsmilchgewächsen, deren Arten vorwiegend auf lichtreichen Standorten wachsen, so häufig vorkommen, daß sie nach RAUH (1937) als Gattungsmerkmal angesehen werden können. Bei der Rotbuche, *Fagus sylvatica*, sind die Wurzelknospen selten. Sie traten in durch SO_2 und SO_3 stark geschädigten und bereits aufgelichteten Beständen auf.

Regelmäßig und zahlreich kommen Wurzelknospen bei Unkräutern wie Kleiner Sauerampfer, *Rumex acetosella*, und Acker-Kratzdistel vor, die ebenfalls auf lichtreicheren Standorten wachsen. In sommerwarmen, kontinentalen Gebieten ist die Acker-Kratzdistel, wie ihr Name besagt, ein Ackerunkraut. Infolge ihres höheren Wasserbedarfs kennzeichnet sie am Ackerland die feuchten Zonen, auf denen das Getreide in Trockenjahren nicht vorzeitig reift (Abb. 15.1).


1
2
3
4
5
6
7

Wurzelknospen entstehen hier entsprechend der Frostempfindlichkeit der Art meist erst 30-40 cm unter der Bodenoberfläche (Abb. 15.2). Ihre Anfangsentwicklung erfolgt innerhalb des Parenchym der Rinde (Abb. 15.3). In Gebieten mit atlantischem Klima wie im Gebiet des Niederrheins ist die Acker-Kratzdistel ein Wiesenunkraut (Abb. 15.4). In der montanen Stufe der Alpen leitet sie als Pionierpflanze die Berasungen von Böschungen ein (Abb. 15.5).

Mit Hilfe von Wurzelknospen kann sich eine Pflanze in kurzer Zeit über eine große Fläche ausbreiten. Das Auftreten der Acker-Kratzdistel kann zu einer Unterdrückung des Getreides führen. Die Zitterpappel bildet ebenfalls häufig Wurzelknospen. Dadurch konnte eine Pflanze im Wasatch Range des US-Staats Utah eine Fläche von 43 Hektar bedecken. 1975 wurden bereits in diesem Bestand 47.000 einzelne Baumstämme beschrieben. Die Zugehörigkeit zu einer einzigen Pflanze zeigt sich u. a. darin, daß sich die Blätter aller Bäume gleichzeitig verfärben und abfallen. Die Lebenskraft solcher Bestände ist dadurch gegeben, daß die aus Wurzelknospen entstehenden Triebe den anschließenden Teil der Wurzel wieder reichlich mit Nährstoffen versorgen und dadurch dessen Erstarkung ermöglichen (Abb. 15.6, 7).

3 Nutzanwendung der Wurzelforschung

Die Verantwortung gegenüber der Natur, in die auch der Mensch eingeschlossen ist, erfordert die genaue Kenntnis des Pflanzenwachstums in Wechselwirkung mit der Umwelt. Das Wachstum des Sprosses und der Wurzel ist dabei in gleicher Weise zu berücksichtigen. Wertvolle Hinweise für die Nutzung und Pflege der Böden sowie für die Gestaltung der Landschaft im allgemeinen sind daraus zu entnehmen. Einige Beispiele aus der Land- und Forstwirtschaft sowie der Böschungssicherung und des Hochlagenschutzes seien angeführt.

3.1 Verbesserung des Maisertrages auf Schotterböden im Kärntner Becken durch Bodenaufbau mit Hilfe von Grundachsen und Wurzeln

Die ursprünglichen Standorte des Maises liegen in den Feuchtgebieten des mexikanischen Hochlandes. Seiner Herkunft entsprechend eignen sich auch in Europa für den Maisbau am besten die feuchteren, sommerwarmen Gebiete. Innerhalb dieser Gebiete sind es vor allem die feinsedimentreichen Böden der Flußlandschaften, auf denen der Mais Höchsterträge bringt. In dieser Hinsicht besonders geeignet sind Braune Auböden, die im unteren Bereich des Wurzelraumes leicht grundfeucht sind. Gute Maiserträge sind auch auf feinsedimentreichen, tief gründigen Braunerden zu erzielen, besonders dann, wenn sie sich an Unterhängen oder in Ebenen befinden, in denen die tiefreichenden Wurzeln feuchtere Bodenschichten erreichen (Abb. 16.1). Von den Unkräutern kennzeichnen solche Standorte vor allem die Acker-Kratzdistel, *Cirsium arvense,* und der Acker-Schachtelhalm, *Equisetum arvense.* Auf den fluvioglazialen Niederterrassenschottern mit skelettreichen Böden, die sehr wasserdurchlässig sind und die

Abb. 15: - 1: ***Hordeum sativum***, Saat-Gerste. Treibach-Althofen, Ktn. - 2-5: ***Cirsium arvense***, Acker-Kratzdistel. - 2: Grafenstein, Ktn. - 3: Hochobir, Ktn., 1600 m, Wurzelknospe, quer. - 4: Haamstede, Niederlande. - 5: Gerlitzen bei Villach, Ktn., 1720 m. - 6, 7: ***Populus tremula***, Zitter-Pappel. Irdning, Mittleres Ennstal, Stmk.

meist einen tiefliegenden Grundwasserstand aufweisen, leidet der Mais besonders unter Sommertrockenheit (Abb.16.2).

Auf solchen schotterreichen Böden kann der Körnermaisbau erfolgreich erst nach entsprechender Verbesserung der wasserhaltenden Kraft des Bodens erfolgen. Eine solche Verbesserung ist nur durch einen Bodenaufbau mit Humusanreicherung möglich. Ackerfruchtbau allein reicht dazu meist nicht aus. Denn die häufige Bodendurchlüftung im Zuge der Bodenbearbeitung fördert den Humusabbau derart, daß die Ernte- und Wurzelrückstände selten eine ausreichende Humusvermehrung bewirken können. Für Zwischenfrüchte zwischen Maiskulturen ist in Mitteleuropa die Vegetationszeit in der Regel zu kurz. Am nachhaltigsten kann die wasserhaltende Kraft von Schotterböden durch Zwischenschaltung mehrjähriger Grünlandnutzung verbessert werden. Besonders bewährt hat sich in dieser Hinsicht auf Schotterböden die Weidenutzung. Das bestandbildende Weidegras, das Wiesen-Rispengras, entwickelt durch sein weit verzweigtes Ausläufersystem bis in mitteltiefe Bodenschichten ein äußerst dichtes, feinverzweigtes Wurzelsystem (Abb. 16.3). Dazu kommt eine ebenfalls starke Durchwurzelung des Bodens durch den Weiß-Klee, der zu den bestandbildenden Arten dieser Weiden gehört. Von seinen oberirdischen Kriechtrieben gehen zahlreiche, stark feinverzweigte Wurzelstränge aus (Abb. 16.4). Seine Wurzeln sind reich mit Wurzelknöllchen besetzt. Ihre stickstoffbindende Wirkung trägt zur Nährstoffanreicherung und damit zu vermehrtem Wurzelwachstum bei. Derart aufgebaute Böden bewirken bei Mais als Folgefrucht eine starke Durchwurzelung der oberen Bodenschichten und die Bildung zahlreicher, tiefstrebender Wurzeln (Abb. 16.5).

Die starke Durchwurzelung führte auf verbesserten Schotterböden selbst in dem extremen Trockenjahr 1991 zu hohen Maisbeständen und zur Bildung zahlreicher, gut entwickelter Kolben (Abb. 16.6, 7 rechts). Ohne Grünland-Zwischennutzung waren auf der angrenzenden Fläche auf gleichem Boden die Maisbestände niedrig und die Kolben verkümmert (Abb. 16.7 links). Der Vergleich mehrerer Bestände zeigte den Zusammenhang zwischen wasserhaltender Kraft der Schotterböden und Ausbildung der Kolben (Abb. 16.8).

Abb. 16: - *1*, **5-8**: ***Zea mays***, Mais. Kärntner Becken. - **1**: Auf feinerdereichem Boden. - **5**, **6**: Auf mittelstark, bzw. stark durchsteintem Boden. - **7**, **8**: Zunahme der Trockenschäden mit Abnahme der wasserhaltenden Kraft des Bodens im Trockenjahr 1991. - **7**: Ort wie **6**, rechter Kolben, nach Weiderasen mit Wiesen-Rispengras und Weiß-Klee, wasserhaltende Kraft des stark durchsteinten Bodens erhöht. - **2**: Weiderasen mit ***Echium vulgare***, Gewöhnlicher Natterkopf. Ort wie **6**. - **3**: ***Poa pratensis***, Wiesen-Rispengras. Kleine Leitha, NÖ. - **4**: ***Trifolium repens***, Weiß-Klee, nahe **2**.


1
2
3
4
5
6
7
8

3.2 Einfluß der Bodenart und des Nährstoffangebotes auf das Wachstum von Sproß und Wurzel am Beispiel eines Versuches mit Kartoffel

Die Korngrößenzusammensetzung und der Humusgehalt des Bodens sind entscheidend für seine wasser- und nährstoffhaltende Kraft wie auch für seine Durchlüftung. Diese Eigenschaften des Bodens beeinflussen im hohen Maße die Ausbildung des Sproß- und Wurzelsystems. Das Sproß-Wurzelverhältnis ist auf gerüstreichen Böden im Gegensatz zu gerüstarmen Böden meist zugunsten der Wurzelmasse verschoben, und das Tiefenwachstum der Wurzeln ist in der Regel geringer. Das geringere Tiefenwachstum fördert die Bildung zylinderförmiger Wurzelsysteme wie jenes der Kartoffel auf lockerer, gerüsthältiger Braunerde (KUTSCHERA 1960), während das größere Tiefenwachstum bei gleichem Großklima die Ausbildung verkehrt kegelförmiger Wurzelsysteme begünstigt. Beispiele dafür sind die Wurzelsysteme von Krausem Ampfer, *Rumex crispus* (KUTSCHERA 1960), sowie jene des Rohrschwingels (KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1982 und Abschnitt 3.3 dieses Buches). Diese Bilder zeigen auch, daß die Wurzelverzweigung auf den gerüstreichen Böden wesentlich größer ist als auf den gerüstarmen.

Entscheidend für die Ausbildung von Sproß und Wurzel ist außerdem der Nährstoffgehalt des Bodens. Nährstoffarmut besonders an Kalium und Stickstoff führt zu geringerem ober- und unterirdischem Massenwuchs und zu einer rascheren Reife. Hohes Nährstoffangebot vor allem an Kalium und Stickstoff erhöht den Massenwuchs und verzögert die Reife.

Veranschaulicht werden diese Vorgänge am Beispiel eines Versuches mit der Kartoffelsorte Mittelfrühe Erika in Wachstumskästen, die mit Bachsand oder mit Anmoor gefüllt wurden. Angelegt wurde der Versuch am 5.5.1991 in der Bundesversuchsanstalt Gumpenstein. Beide Kästen wurden in gleicher Weise gedüngt. Der Anmoorboden hatte jedoch in den Jahren zuvor im Zuge der Ackernutzung mehrmals Dünger erhalten. Bis zur Krumentiefe, d. h. soweit er für den Versuch entnommen wurde, war er daher besonders nährstoffreich. Der Bachsand entsprach dagegen einem Rohboden. Die Unterschiede im Nährstoffgehalt beider Böden sind aus nachstehender Tabelle zu ersehen. Nach 49 Tagen wiesen die Pflanzen auf Sand bereits bis 11,

	P_2O_5 mg	K_2O mg	CaO %	MgO %	N %	Humus %	pH
Sand	3,9	4,9	1,62	6,16	0,11	5,00	6,78
Anmoor	19,8	50,5	2,05	7,49	2,38	66,50	5,91

jene auf Anmoor keine oder nur 1 bis 2 Knollenansätze auf. Die Pflanzen auf Sand begannen bereits am 13.7., jene auf Anmoor erst am 23.7. zu blühen. Zur Erntezeit zwischen 23. und 26.8. war das Kraut auf Sand bereits schwach angewelkt, jenes auf Anmoor noch frisch grün. Dementsprechend weiter fortgeschritten war die Reife der Knollen auf Sand. Sie verloren bei Behandlung mit Glycerin nur 58 % ihres Frischgewichtes, jene auf Anmoor 81 %. Die raschere Reife auf Sand erfolgte auf Kosten einer geringeren Sproß- und Wurzelentwicklung. Der oberirdische Sproß wog auf Sand nur 1,3 kg, jener auf Anmoor 9,25 kg. Die Wurzeln erreichten auf Sand eine Tiefe von 80 cm, auf Anmoor von 160 cm. Das geringere Längenwachstum der Wurzeln auf Sand war begleitet von einer stärkeren Verzweigung in Seitenwurzeln. 49 Tage nach Versuchsbeginn hatten die Wurzeln auf Sand je cm 5-12, jene auf Anmoor 4-9 Seitenwurzeln 1. Ord. (KUTSCHERA 1966).

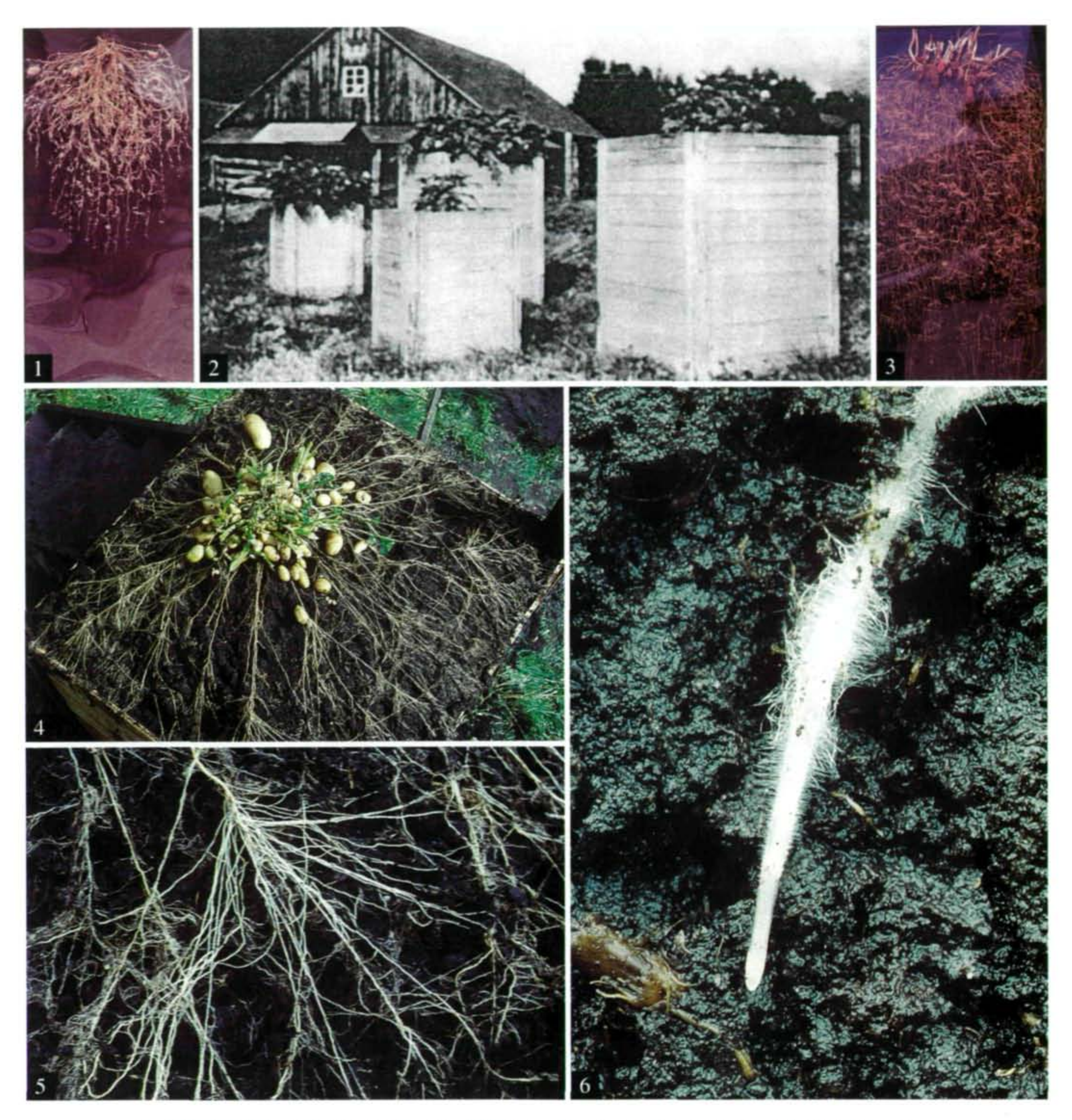


Abb. 17: - 1-6: ***Solanum tuberosum***, Kartoffel. Wachstumsversuch, Bundesanstalt für Alpenländische Landwirtschaft, Irdning, Mittleres Ennstal, Stmk. - **1**, **2** vorne: Auf Bachsand, schwach gedüngt. - **2** hinten, **3-6**: Auf Anmoor, stark gedüngt.

3.3 Mögliche Wurzeltiefen von Gräsern und ihre Bedeutung

Gräser gelten meist als flach wurzelnde, seltener als mitteltief wurzelnde Arten. In wärmeren, kontinentalen Gebieten können aber auch die Wurzeln von Gräsern tief in den Boden eindringen. Im Präriegebiet des Mittelwestens Nordamerikas liegt, wie WEAVER (1954, und zitierte Literatur) in seinen grundlegenden Untersuchungen zeigte, die Wurzeltiefe mehrerer Gräser bei 150-275 cm und mehr. Auch in östlichen Teilen Mitteleuropas wie im Raum von Halle/Saale konnte beispielsweise beim Haarigen Federgras, *Stipa capillata*, einem der bestandbildenden Federgräser, eine Wurzeltiefe bis 280 cm festgestellt werden (KULLMANN 1957). Unter den Gräsern der Frischwiesen der gemäßigten Gebiete dürfte der Rohr-Schwingel, die größte Wurzeltiefe erreichen. Bei der dargestellten Pflanze (Abb. 18.1-6) konnten die Wurzeln bis in eine Tiefe von 273 cm verfolgt werden. Sie durchwachsen den tiefgründigen lehmigen Braunerdeboden und dringen weit in die zunehmend vergleyten tieferen Schichten ein (KUTSCHERA & LICHTENEGGER 1982).

Voraussetzung für das Erreichen größerer Wurzeltiefen ist neben dem Klima ein feinerdereicher Boden. Schon einige 10 Meter von der Pflanze der Abb. 18.1-6 entfernt, erreichen auf derselben Wiesenfläche die Wurzeln des Rohr-Schwingels auf Schotterboden nur eine Tiefe von 120(140) cm (Abb. 18.7-9). Die Schmelzwässer im Endbereich des großen Talgletschers Kärntens trugen zu dem häufigen Wechsel zwischen Lehmflächen und Schotterflächen bei. In dem trockenen Schotterboden konnten sich die Zellen weniger strecken und die Wurzeln verlaufen stärker gewunden. Nicht nur das Eindringungsvermögen der Wurzeln nach der Tiefe ist daher geringer, sie bleiben auch kürzer, und ihr Stofftransport ist erschwert. Dagegen erleichtert das gestreckte Wachstum der Wurzel auf dem Lehmboden die Stoffbewegung. Dadurch ist es zu verstehen, daß die Spitzen der Wurzeln über eine Wurzellänge von nahezu 3 m ausreichend mit Assimilaten aus dem Sproß versorgt werden können.

Der Rohr-Schwingel wächst auf der Fläche teilweise in schmalen, leicht vertieften Rinnen, umgeben von Beständen mit hohem Anteil an Gewöhnlicher Kuhblume, *Taraxacum officinale* (Abb. 18.10). Die Wurzeln des Rohr-Schwingels haben eine mittelbreite Rinde, die als Speichergewebe in Zeiten mangelnder Zufuhr an Assimilaten verbraucht wird (Abb. 18.11). Das Wiederaustreiben des Sprosses nach dem Wiesenschnitt oder nach der Winterruhe wird dadurch erleichtert. Die Wiese wurde in ortsüblicher Weise durch zweimalige Mahd und eine Nachweide im Herbst genutzt. Die längsten Wurzeln dürften drei bis vier oder mehr Jahre alt sein. Auf einem angrenzenden Acker hatte eine Pflanze des Winterweizens, der am 9. Oktober angesät worden war und am 22. März des folgenden Jahres kurz nach der Winterruhe freigelegt wurde, eine Tiefe von 120 cm erreicht. Die Höhe des Sprosses betrug 7 cm (KUTSCHERA 1960).

Die große Wurzeltiefe ist eine Erklärung für das häufig im Winter andauernde Wachstum des Rohr-Schwingels. In den tiefen auch im Winter rel. warmen Bodenschichten können die Wurzeln ihre Tätigkeit fortsetzen und dadurch den Sproß versorgen. Der Rohr-Schwingel ist daher in Gebieten mit fehlender Schneedecke und geringen Frösten eines der wichtigsten Winterweidegräser.

Abb. 18: - **1-11**: *Festuca arundinacea*, Rohr-Schwingel. - **1-10**: Grafenstein, Kärntner Becken. - **1-6**: Auf Lehmboden. - **7-9**: Auf Schotterboden. - **10**: Leichte Geländerinne. - **11**: Mittleres Ennstal, Stmk., Wurzel, quer.

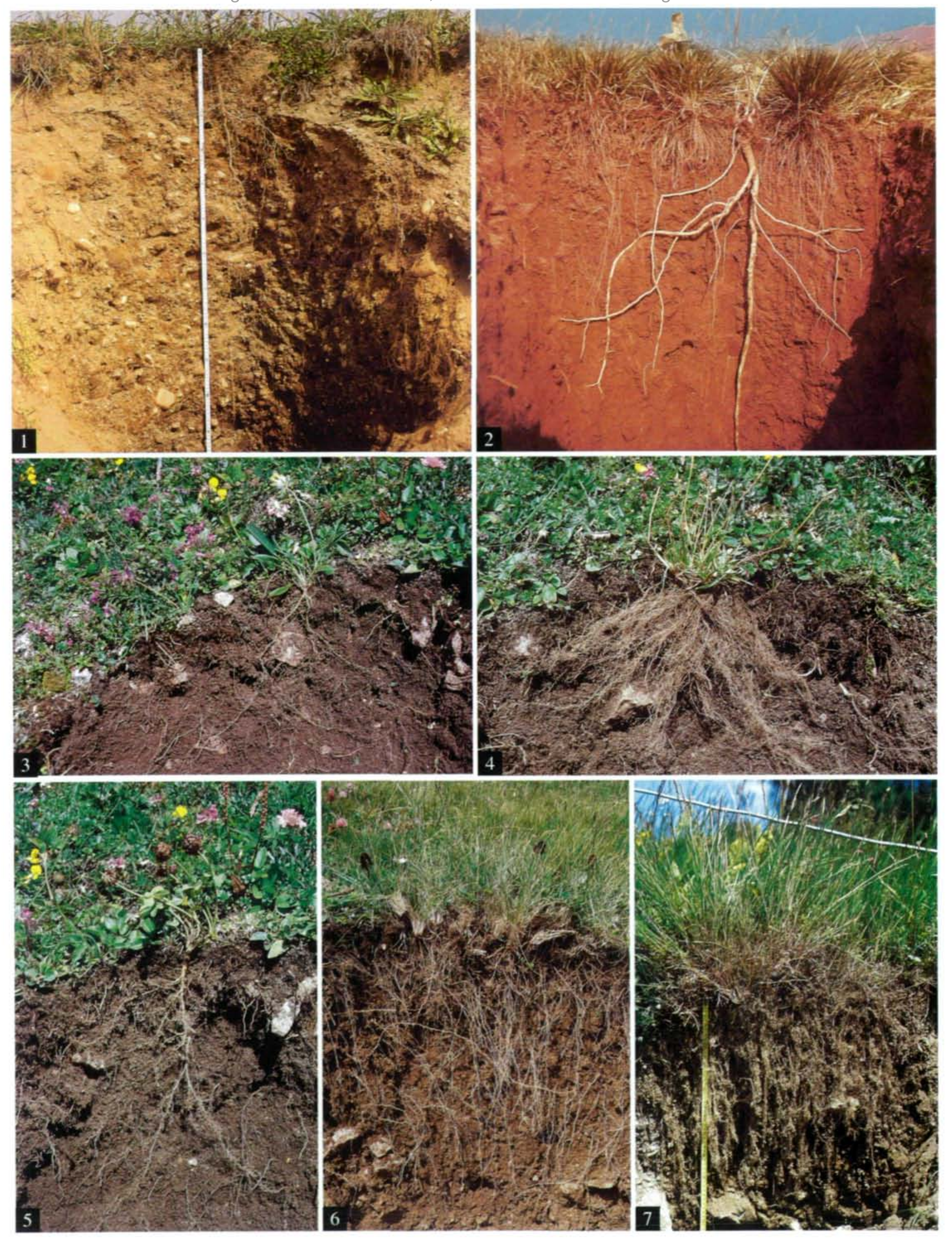

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11

3.4 Einfluß von Klima und Boden auf die Zusammensetzung der Weiderasen

Die Zusammensetzung der Weiderasen ist je nach Klima- und Bodenart sehr verschieden. Ausläufer bildende rascher wachsende Weidepflanzen sommerwarmer, kontinental-humider Gebiete wie das Wiesen-Rispengras bevorzugen einen gut durchlüfteten, skelettreichen Boden. Auf diesem werden sie weniger von großblättrigen Weideunkräutern verdrängt. Kleinblättrige Unkräuter wie die Wegwarte wachsen auf ihren Böden (Abb. 19.1). Ein Nachteil dieser Weidestandorte ist, daß im Sommer der Ertrag zurückgeht. Vorteile sind die bessere Verträglichkeit für Wirtschaftsdünger und der raschere Aufwuchs im Frühjahr. Auf den feinsedimentreicheren, luftärmeren, feuchteren und kühleren Böden, die besonders an Unterhängen oder in Muldenlagen vorkommen, werden die niedrig wachsenden, wertvolleren Weidepflanzen durch die Rasenschmiele mit ihren hohen, dichten Horsten zurückgedrängt (Abb. 19.2). Die mit der Rasenschmiele mitunter zusammen auftretenden hochwüchsigen Kräuter wie der Wiesen-Bärenklau haben z. T. dicke, fleischige, wenig verzweigte Wurzeln (Abb. 19.1 Bildmitte). Solche Böden eignen sich besser für die Wiesennutzung (LICHTENEGGER 1963) oder für die Ackernutzung (KUTSCHERA 1966).

Auch auf Almen, die vorwiegend in der subalpinen Stufe liegen, wächst auf den steinigeren, besser durchlüfteten, leichter erwärmbaren Böden das bessere Weidefutter. Dies gilt besonders für Böden über kalkreicherem Gestein. Auf diesen nicht oder weniger stark versauerten Böden breiten sich als wertvolle Weidegräser bei geringem Nährstoffangebot vor allem der Rot-Schwingel, *Festuca nigrescens*, bei höherem das Alpen-Rispengras (Abb. 19.4) und das Alpen-Lieschgras aus. Von den Kräutern werden die Kleearten gefördert. Dies gilt in erster Linie für den Alpen-Wundklee (Abb. 19.3) und den Alpen-Hornklee, *Lotus alpinus*. Aber auch der Braun-Klee (Abb. 19.5) tritt stellenweise stärker hervor. Die feinsedimentreichen silikatischen Böden neigen bei geringem Kalkgehalt des Ausgangsmateriales stark zur Versauerung. Auf diesen saueren, dichteren und feuchteren Böden breitet sich das Borstgras als voherrschendes Gras der Silikatmagerrasen aus (Abb. 19.6). Diese Rasen nehmen den größten Teil der Weideflächen in den Alpen, den Karpaten und im Kaukasus ein. Ihr Wert liegt unter anderem darin, daß sie den Boden in bester Weise vor Abtragung schützen.
Außerden sind sie wegen ihrer allgemeinen Nährstoffarmut nicht mit hochwüchsigen Arten verunkrautet. Durch entsprechende Düngung können sie auf nicht zu kühlen und zu kalkarmen Standorten rasch in Weiß-Klee reiche Rot-Straußgras-Rot-Schwingelrasen oder in Alpen-Fettrasen mit vorwiegend Alpen-Lieschgras umgewandelt werden. Das Rot-Straußgras ist mit seinem dichten Wurzelfilz ebenfalls ein wertvoller Bodenschutz (Abb. 19.7).

Abb. 19: - **1-2**: Talfettweiden in Kärnten. - **1**: Wiesen-Rispengras-Weide auf Lockersedimentbraunerde über Terrassenschotter. Kärntner Becken, tiefreichende Polwurzel von ***Cichorium intybus***, Wegwarte. - **2**: Stark verunkrautet mit horstförmig wachsender ***Deschampsia cespitosa***, Rasenschmiele und ***Heracleum sphondylium***, Wiesen-Bärenklau. Fettwiese auf feinsedimentreichem Braunen Auboden. Glantal, Ktn. Fleischig verdickte Polwurzel.
- **3-6**: Almweiden in der subalpinen Stufe, Villacher Alpe, Ktn. - **3**: ***Anthyllis vulneraria ssp. alpestris***, Alpen-Wundklee. Mit Polwurzel, Moderrendsina. - **4**: ***Poa alpina***, Alpen-Rispengras. Mit starker büschelförmiger Bewurzelung und großer Feinverzweigung der Wurzeln, Moderrendsina. - **5**: ***Trifolium badium***, Braun-Klee. Mit Polwurzel, Moderrendsina. - **6**: Borstgrasrasen (Nardetum) auf feinsedimentreichem Rasen-Pseudogley. ***Nardus stricta***, Borstgras. Wurzeln drahtig, tiefstrebend, wenig feinverzweigt. - **7**: ***Agrostis tenuis***, Rot-Straußgras, Kärntner Becken.


1
2
3
4
5
6
7

3.5 Standortwahl und Bewurzelung waldbildender Holzarten in Mitteleuropa

Die heimischen Wälder wurden zumindest in der kollinen und in der montanen Stufe an vielen Stellen durch standortwidrige Aufforstungen verändert. In den tieferen, wärmeren Lagen, in denen es früher mit Ausnahme trockener Standorte nur Laubwälder gab, herrscht heute vielfach die Fichte vor. Infolge der schwer zersetzbaren Nadeln der Fichte und des dichten Standes der Bäume, der kaum einen krautigen Unterwuchs aufkommen läßt, haben diese Bestände die Versauerung und Degradierung der Waldböden tieferer Lagen verursacht. Das Waldsterben der heutigen Fichtenforste ist z. T. auf die Verdrängung der ehemaligen Laubmischwälder zurückzuführen. Diese Erkenntnis führte bereits vielerorts zur Umforstung der Fichtenwälder in Mischwälder. Dabei ist es besonders wichtig, die Standortansprüche der Holzarten zu berücksichtigen.

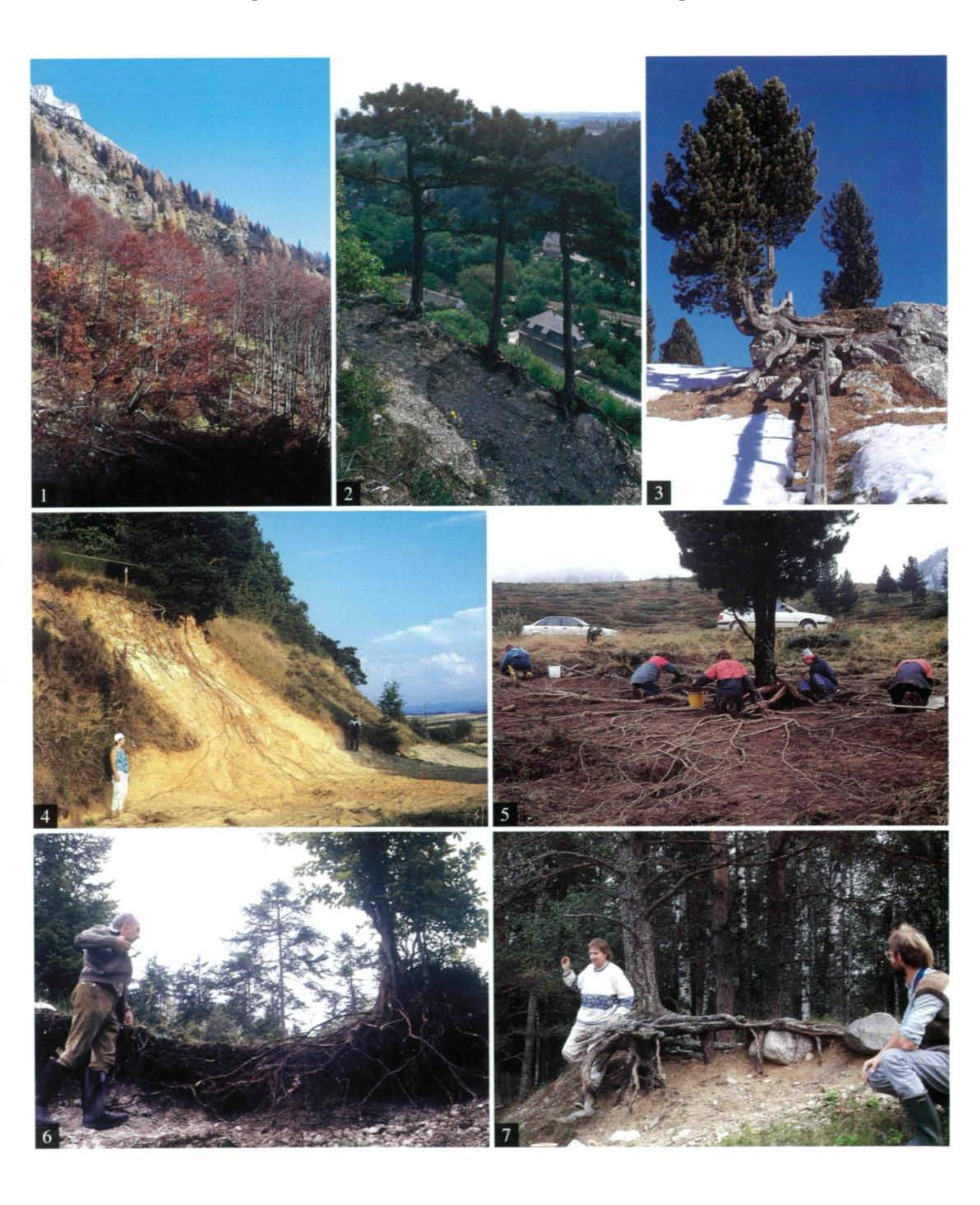
Die Rotbuche, die in den luftfeuchten Randgebieten der Alpen in der montanen Stufe vorherrscht, breitet sich vowiegend an den klimatisch ausgeglicheneren Mittelhängen aus (Abb. 20.1). In den sommerwarmen, südlichen Gebieten reichen ihre Bestände bis zu einer Seehöhe von ca. 1700 m. An den steilen Bergflanken trägt die Rotbuche mit ihrer starken, bis in tiefere Bodenschichten reichenden Bewurzelung (Abb. 20.6) wesentlich zur Bodenfestigung bei. Dank ihrer Fähigkeit zur Bildung von Stockausschlägen (Abb. 20.6) ist sie sehr widerstandsfähig gegen Steinschlag, Schneedruck und selbst gegen Lawinenabgänge. In Lawinengängen bildet sie oft niederliegende, strauchartige Bestände (Abb. 20.1, vorne).

An der Südabdachung der Südlichen Kalkalpen wird die Rotbuche auf flachgründigen Rendsinen über zerklüftetem Kalk von der Schwarz-Kiefer abgelöst. Die feuchtwarme Luft, die vom Mittelmeer heraufströmt, begünstigt ihr natürliches, bestandbildendes Aufkommen. Ihre Bewurzelung führt wie bei der Rot-Kiefer vorwiegend zu einer seitlichen Verankerung der Bäume im steinigen Boden (Abb. 20.2).

Die Rot-Kiefer tritt an die Stelle der Rotbuche auf durchlässigen Böden, namentlich in den lufttrockeneren Gebieten. In warmen Lagen erreicht ihr Wurzelsystem vor allem an Böschungen eine große Tiefen- und Seitenausdehnung (Abb. 20.4). Ihre von den flachstreichenden Wurzeln abwärts wachsenden Seitenwurzeln, die sogenannten Senker, dringen bis in mitteltiefe Bodenschichten vor (Abb. 20.7). Häufig sind die Wurzeln mehrerer Stämme miteinander verwachsen.

Die Zirbe ist von den heimischen Nadelbäumen am widerstandsfähigsten gegen Frost. Sie bildet daher in den Alpen regional die am weitesten hinaufreichenden Baumbestände. Im oberen Schutzwaldgürtel tritt sie als vorherrschende Baumart nur in kühlen Lagen auf. In diesen Zirbenbeständen ist die Lärche nur noch eine begleitende Baumart oder sie fehlt gänzlich. Empfindlich ist die Zirbe gegen Schneeschub und gegen höhere Bodenfeuchte. Sie wächst daher mit Vorliebe auf Hangrücken und auf Felsköpfen (Abb. 20.3). Auf diesen täuscht sie häufig eine tiefe Durchwurzelung vor. Sobald aber die Wurzeln die Felsspalten durchdrungen haben und in die Feinerde eintauchen, verlaufen sie flach. Auf feinerdereichen Böden breiten sich die Wurzeln fast ausschließlich nahe Flur weit seitwärts aus (Abb. 20.5).

Abb. 20: - **1, 6**: ***Fagus sylvatica***, Rotbuche. - **1**: Nahe Plöckenpaß, Karnische Alpen, Ktn. - **6**: Grimming, Unterhang, Mittleres Ennstal, Stmk. - **2**: ***Pinus nigra***, Schwarz-Kiefer. Perchtoldsdorf, S Wien. - **3, 5**: ***Pinus cembra***, Zirbe. - **3**: Sandkopf, Südtirol. - **5**: Nockalm-Straße, Ktn. - **4, 7**: ***Pinus sylvestris***, Rot-Kiefer. - **4**: Melk, NÖ. - **7**: Insel Gotland, Schweden.


1
2
3
4
5
6
7

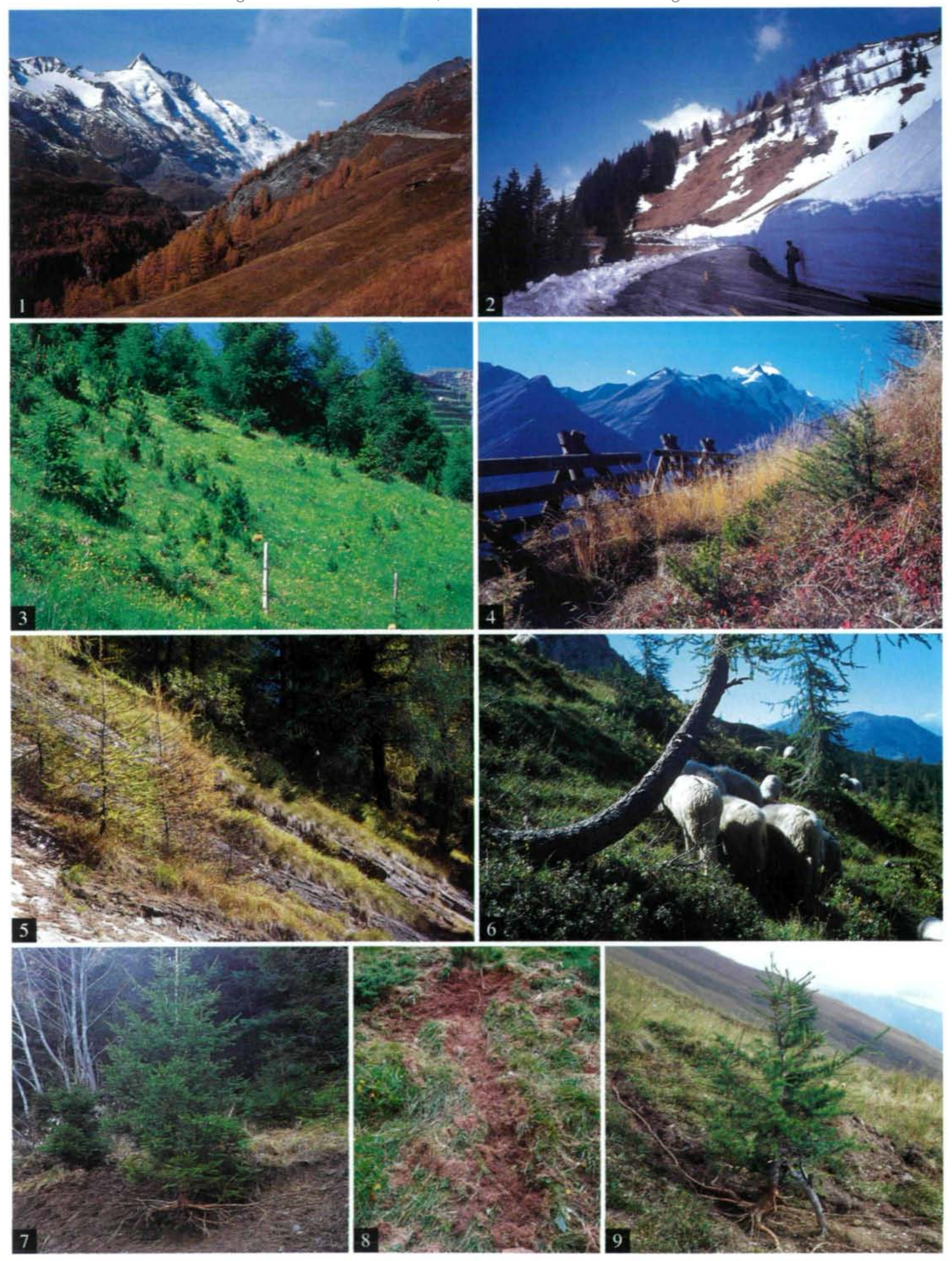
3.6 Standortgemäße Hochlagenaufforstung unter Berücksichtigung der Bewurzelung der Bäume

Die Fichte bevorzugt, entsprechend ihrer flachen Bewurzelung, feuchtere, kühlere Standorte. Sie kommt deshalb in den Regenstaulagen der Alpen zur Vorherrschaft. Die tiefer wurzelnde Lärche ist der Fichte auf sonnenreichen, oberbodentrockeneren Standorten überlegen. Subalpine Wälder mit vorherrschendem Lärchenanteil sind deshalb besonders in den inneralpinen, trockeneren Lagen zu finden. Die Zirbe bevorzugt wie die Lärche oberbodentrockenere Standorte. Sie erträgt aber weniger Wärme. Deshalb tritt sie nur in kühleren Lagen auf. Diese findet sie in größerer Seehöhe, an schattigeren Talseiten oder entlang niedrigerer Bergketten, die stark unter dem Einfluß der kalten Nordwinde stehen. Außerdem erträgt die Zirbe weniger Schneedruck als die Lärche. Sie zieht sich daher vorwiegend auf Hangrippen oder auf Felskuppen zurück. Zirben mit stark ausgeprägtem Säbelwuchs sind kaum zu finden.

Auf den sonnigen, mäßig niederschlagsreichen, rel. windgeschützten, oberbodentrockeneren, wärmeren Hangrippen des Glocknergebietes steigt die Lärche bis ca. 2100 m hoch an. Sie bildet in dieser Höhenlage nahezu allein die Baumgrenze. An Hängen erträgt sie auch stärkeren Schneedruck. Das beweist der häufige Säbelwuchs der Lärchenstämme auf Steilhängen. Rutscht der Schnee häufiger ab, tritt auch die Lärche zurück. In den Muldenlagen, in denen der Schnee im Frühjahr noch meterhoch liegen kann, weicht die Lärche dem subalpinen Rasen und den Zwergsträuchern. In den bodenfeuchten Mulden wird die Lärche von der Fichte verdrängt (Abb. 21.1-6).

Zirben- und Fichtenaufforstungen auf Lärchenstandorten haben im Glocknergebiet versagt. Sie können auch die Lawinengefahr erhöhen (Abb. 21.3, 4). Die Südhänge sind für die Zirbe zu warm und zu trocken. Auf den Steilhängen kann sie sich außerdem wegen des stärkeren Schneeschubes nicht behaupten. Auf den Südseiten tritt durch das häufigere Vorkommen von Tauwetter der Schneeschub verstärkt auf. Die Fichte kümmert auf den Standorten der Lärche, vor allem dann, wenn der Boden zu steinig und zu flachgründig ist. Die Lärche dagegen gedeiht prächtig (Abb. 21.5). Die Fichte trägt auf Steilhängen viel weniger zur Bodenfestigung bei als die Lärche. Dies entspricht ihrer flachen Bewurzelung, die sich fast ausschließlich auf die oberen Bodenschichten beschränkt (Abb. 21.7). Die Lärche hingegen dringt auf warmen Südhängen im Schutzwaldbereich vor allem mit ihren stammnahen Wurzeln in den Boden ein. Nur an der Baumgrenze wurzelt auch sie flach (Abb. 21.9). Doch bildet sie mit ihren langen Seitenwurzeln mitunter hakenförmige Verankerungen im Boden (Abb. 21.9 rechts unten). Die Zirbe wurzelt auf feinerdereichen Böden ausschließlich flach. Die langen, dünnen Seitenwurzeln verlaufen sogar nur im Rasenfilz (Abb. 21.8). Das weit ausgebreitete, stark verzweigte Wurzelsystem sorgt trotzdem für eine gute Verankerung, die vorwiegend auf Zug ausgerichtet ist.

Abb. 21: - **1-6, 9**: ***Larix decidua***, Lärche. - **1-5, 9**: Glocknergebiet. - **1**: Auf lawinensicherem Hangrücken. - **2**: in tieferer Lage gemischt mit Fichte. - **3**: Standortwidrige Zirbenaufforstung. - **4, 5**: Standortwidrige Fichtenaufforstung. - **6**: Hochstadel, Lienzer Dolomiten, Ktn., Säbelwuchs. - **9**: Freigelegte Pflanze, flurnah verlaufende Wurzeln.
7: ***Picea abies***, Fichte. Raumberg, Ennstal, Stmk., Wurzel knapp unter Flur. - **8**: ***Pinus cembra***, Zirbe. Nockalm-Straße, Ktn., Wurzeln flurnah und in Flurhöhe verlaufend.


1
2
3
4
5
6
7
8
9

3.7 Erosionsschutz durch Gräser und Sträucher oberhalb der Waldgrenze, dargestellt am Beispiel der Bewurzelung subalpiner Pionierpflanzen

Die Überbewertung des Erosionsschutzes durch den Wald führte zur Vernachlässigung der Bedeutung des Erosionsschutzes durch Gras- und Strauchbestände. Dabei nimmt gerade oberhalb der Waldgrenze die Erosionsgefahr infolge steilerer Hänge und höherer Niederschläge zu. Dieser erhöhten Erosionsgefahr beugen besonders wirksam die Krummholz- und Zwergstrauchbestände sowie die subalpinen und alpinen Rasen vor. Am stärksten erosionsanfällig sind oberhalb der Waldgrenze die offenen oder wenig bewachsenen instabilen Hangschuttflächen und die steilen, feinsedimentreichen Grabeneinhänge. Auf diesen Flächen wachsen meist Pionierpflanzen, die durch ihren Bau und durch ihre Bewurzelung befähigt sind, den Boden besonders wirksam zu binden.

Wenig bekannt ist der Glatte Bunt-Schwingel, der in Österreich nur in Kärnten vorkommt. Er bildet in der subalpinen Stufe auf südseitigen Kalkschutthängen oft große Bestände (Abb. 22.1). Dank seiner festen Horste und der langen, steifen Blätter ist er gegen Überrollen von Steinen wenig empfindlich. Seine äußerst dichte Bewurzelung bindet weitgehend den Feinschutt.

Eine wertvolle Pionierpflanze ist die Latsche oder Leg-Föhre. Sie wächst zumeist auf Kalk, doch auch auf Silikatgestein. Voraussetzung ist eine ausreichend hohe Schneebedeckung. Ohne diese frieren vor allem die jungen Triebe leicht ab. Deshalb ist die Latsche gebietsweise oft kaum zu finden, während sie anderswo massenhaft auftritt. Dies ist besonders in den schneereichen Randgebieten der Alpen der Fall. Ihr Erosionsschutz kommt auf gefestigten Schuttflächen voll zur Geltung, auf denen sie oft große Bestände bildet (Abb. 22.4). Feinerde kann sie jedoch wenig vor Abtragung schützen. Durch ihren niederliegenden Wuchs ist sie unempfindlich gegen Überrollen von Schutt. Mit dem kriechenden Stamm kann sie Schuttbewegungen in beschränktem Umfang folgen. Ihre Sproßwurzeln verlaufen in weitem Umkreis flach unter Flur (Abb. 22.2). Vorwiegend wachsen sie seitwärts oder aufwärts (Abb. 22.3). In zerklüfteten Felsen wenden sie sich auch bogenförmig abwärts (Abb. 22.5). Die Wurzeln haben einen breiten Holzteil, der von zahlreichen Harzgängen durchzogen wird. Die Zellen nahe den Harzgängen enthalten zahlreiche Stärkekörner. Der Bastteil ist mittelbreit (Abb. 22.8).

Eine wichtige Pionierpflanze ist auch die Grünerle. Im Gegensatz zur Latsche wächst sie meist auf feinerdereicheren Böden an sickerfeuchten Hängen oder in nach unten auslaufenden Schneemulden. Wegen ihrer Bindung an bodenfeuchte Standorte kann die Grünerle weiter in trockenere Alpengebiete vordringen. Nur beschränkt sich dann ihr Vorkommen auf kleinere Flächen. In niederschlagsreichen Berggebieten kann sie oberhalb der Baumgrenze breite Gürtel bilden. Die Grünerle ist auf ihren Standorten kaum steinschlaggefährdet. Sie ist aber hohem Schneedruck und Lawinenabgängen ausgesetzt. Daran ist sie mit ihrem niederliegenden bis aufsteigenden Wuchs und dem späten Laubaustrieb gut angepaßt. Mit ihrer starken und oft tiefreichenden Bewurzelung trägt sie wesentlich zur Hangfestigung bei (Abb. 22.6, 7). Ihre

Abb. 22: - **1-5, 8**: ***Pinus mugo***, Latsche. - **1**: ***Festuca calva***, Glatter Bunt-Schwingel. Oisternig, Karnische Alpen, Ktn., auf Kalkgeröll, im Vordergrund. - **2, 3, 5, 8**: Jägersteig, Villacher Alpe, Ktn. - **4**: Unter Hannover-Haus, Mallnitz, Ktn. - **8**: Wurzel, quer. - **6, 7, 9, 10**: ***Alnus viridis***, Grün-Erle, Glocknergebiet. - **9**: Wurzelknöllchen, aus **6**. - **10**: Wurzel, quer.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10

Wurzeln weisen einen breiteren Bastteil auf als jene der Latsche. Ihr Holzteil ist schmäler und ohne Harzgänge. Die Borke ist schwächer verkorkt, ein Zeichen geringerer Trockenresistenz (Abb. 22.10). Die dünnen Wurzeln sind mit Wurzelknöllchen besetzt, die durch Stäbchenbakterien Actinomyceten verursacht werden (Abb. 22.9). Durch deren Bindung des Stickstoffes der Luft wirkt die Grünerle in hohem Maße bodenverbessernd. Ihr krautiger Unterwuchs ist daher, im Gegensatz zu jenen der Latschenbestände, meist üppig und hochwüchsig.

3.8 Böschungssicherung durch standortgemäße Begrünung mit stark bewurzelten Pflanzenarten

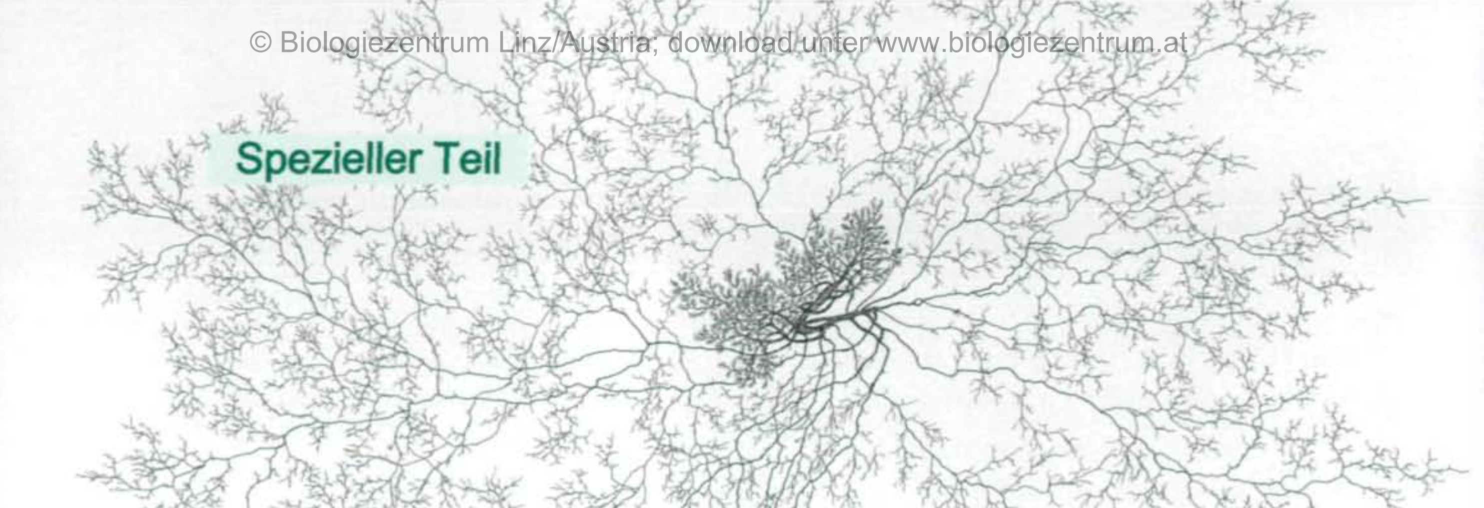
Die Begrünung schützt die Böschungen durch Bedeckung vor Abtragung der Feinerde und vor Abgleiten des Böschungsmaterials. Je nach Beschaffenheit der Böschungen erfolgt die Auswahl der Pflanzenarten entweder vorwiegend zur Sicherung der oberen Bodenschichten durch flacher wurzelnde Arten oder zusätzlich zur Sicherung der tieferen Bodenschichten durch tiefwurzelnde Arten.

Auf sehr grobsteinigen und auf wenig in sich gefestigten Böschungen in warmen, sommertrockenen, humiden Gebieten sind vorwiegend tiefwurzelnde Arten zu verwenden. Sie wirken am stärksten materialbindend und überdauern die zeitweise hohe Oberbodentrockenheit am besten. Unter ihnen eignet sich von den Gräsern am besten der Glatthafer mit seiner starken und tiefreichenden sproßbürtigen Bewurzelung (Abb. 23.4) und von den Kräutern der Gewöhnliche Hornklee mit seinem tiefstrebenden und reich verzweigten Polwurzelsystem (Abb. 23.5). Im sommerwarmen Kärntner Becken ist der Glatthafer auf schotterreichen Planien oder Böschungen das vorherrschende Gras (Abb. 23.1, 3). Besonders zusammen mit dem Gewöhnlichen Hornklee verleiht er den Böschungen eine hohe Festigkeit und überdies ein buntes Aussehen (Abb. 23.2).

Für die Begrünung sommertrockener, feinsedimentreicher Böschungen mit der Gefahr hoher Oberflächenerosion hat sich z. T. *Festuca scaldix,* eine Züchtung des Schaf-Schwingel, bewährt. Sie bildet einen sehr dichten Rasen, der nicht gemäht werden muß. Außerdem sorgt sie für eine besonders dichte Durchwurzelung der oberen Bodenschichten (Abb. 23.6, 7). Wesentlich weniger eignet sich für die Berasung oberbodentrockener Böschungen vor allem in kontinentalen Gebieten das Deutsche Weidelgras. Es bildet an steileren Hängen keinen dichten Rasen. Wegen seiner geringeren Bewurzelungsdichte trägt es weniger zur Bodenbindung bei (Abb. 23.8). Einen näheren Einblick in die Eignung der Pflanzenarten für die Böschungsbegrünung auf Grund ihrer Bewurzelung bringt LICHTENEGGER (1985).

Abb. 23: - **1-4**: ***Arrhenatherum elatius***, Glatthafer. Kärntner Becken. - **1**, **2**: Übersicht. - **3**: Auf Schotterböschung. - **4**: Freigelegte Wurzeln. **2**, **5**: ***Lotus corniculatus***, Gewöhnlicher Hornklee. Kärntner Becken. - **5**: Freigelegte Wurzeln. - **6**, **7**: ***Festuca scaldix***, eine Züchtung von ***F. ovina***, Schaf-Schwingel. Raum Treibach-Althofen, Ktn., feinsedimentreicher Boden. - **8**: ***Lolium perenne***, Deutsches Weidelgras. Haamstede, Niederlande, Marschboden.


1
2
3
4
5
6
7
8



1. Einführung

Der Spezielle Teil enthält eine Auswahl aus über tausend Darstellungen der Bewurzelung von Gräsern, Kräutern, Stauden, Sträuchern und Bäumen. Die ausgewählten Darstellungen sind zum Großteil Neuveröffentlichungen. Bereits veröffentlichten Darstellungen wird das entsprechende Literaturzitat beigefügt.

Die im Jahr 1950 begonnenen und bis heute weitergeführten Wurzelstudien dienen der näheren Erforschung der Standortansprüche der Pflanzenarten (Autökologie) und in weiterer Folge jener der Pflanzengesellschaften (Synökologie). Ihre Ergebnisse erlauben einen Einblick in den unterirdischen Aufbau einer Pflanzengesellschaft. Aus ihnen ergeben sich Hinweise auf die Struktur und Textur des Bodens, auf die Intensität der Durchwurzelung und auf den damit in Zusammenhang stehenden Humusgehalt in den einzelnen Bodenschichten, auf den Wasserhaushalt und nicht zuletzt auf den Wärmehaushalt. Besonders der Wärme- und Wasserhaushalt beeinflussen entscheidend die räumliche Verteilung der Wurzelmasse im Boden. Ihr Einfluß erlaubt die Zuordnung von Bewurzelungstypen zu bestimmten Klimaräumen oder zu bestimmten Standorten innerhalb eines mehr oder weniger einheitlichen Klimaraumes.

Dieser Richtung folgend werden die ausgewählten Darstellungen jenen Standorten bzw. Klimaräumen zugeordnet, für die sie in Bezug auf die herrschenden Wachstumsbedingungen aussagekräftig sind. Um die Zuordnung übersichtlicher zu gestalten, erfolgt sie innerhalb des europäischen Raumes einerseits nach abnehmender Wärme der Standorte infolge zunehmender geographischer Breite oder zunehmender Seehöhe und andererseits nach zunehmender Trockenheit warmer Standorte tiefer Lagen. Innerhalb der einzelnen Klimaräume wird auch auf die edaphisch bedingte Bewurzelung der Pflanzen hingewiesen. Bei stark abweichenden edaphischen Faktoren erfolgt eine gesonderte Darstellung der Bewurzelungsformen wie z.B. für Pflanzen der Fels- und Schuttfluren. Gesondert dargestellt werden auch die Wurzelformen von Sträuchern und Bäumen. In eigenen Abschnitten erfolgt die Darstellung der stark abweichenden Wurzelformen der Steppen- und Wüstenpflanzen aus Kasachstan, aus der Mongolei und aus Namibien.

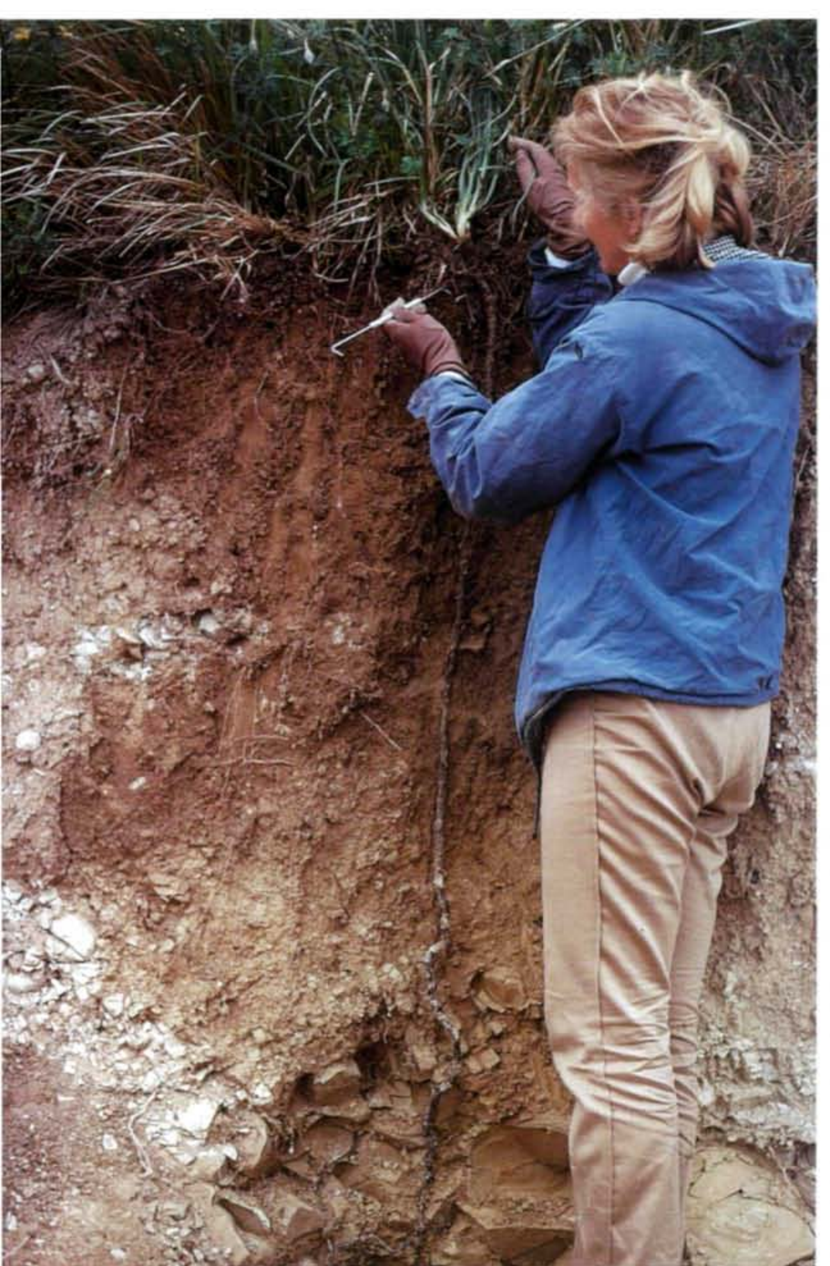


Abb. 24: Freilegen der Zottigen Schwarzwurz *Scorzonera villosa* mit Präpariernadel auf mediterraner Braunerde in Istrien. Foto: Lichtenegger

2. Arbeitsmethode zur Wurzelfreilegung

Die dargestellten Wurzelsysteme wurden auf gewachsenem Boden freigelegt. Die Methode dazu wurde bereits von KUTSCHERA (1960) eingehend beschrieben. Der Arbeitsvorgang bei der Freilegung soll hier nur verkürzt wiedergegeben werden.

Das Ausgraben der Wurzeln beginnt mit dem Freilegen der obersten Wurzelansätze. Dadurch wird bereits die Richtung des Wurzelverlaufes sichtbar. In weiterer Folge wird die Erde in einem spitz gegen die Mitte des Wurzelsystems zulaufenden Keil abgeräumt. Mit Vertiefung des schmalen Erdkeiles geschieht das vollständige Freilegen der in ihm verlaufenden Wurzeln. Bei tieferem Eindringen der Wurzeln wird der keilförmige Bodenausschnitt weiter vertieft und, wenn nötig, nach hinten und nach der Seite verbreitert. Dann wird der Boden nach vorne weiter vorsichtig abgeräumt und die sichtbar werdenden Wurzeln stufenweise freigelegt, bis die größte Wurzeltiefe erreicht ist. Das gröbere Abräumen des Bodenmaterials geschieht mit Schaufel und Pickel. In der näheren Umgebung des Wurzelverlaufes wird der Boden ausschließlich mit kräftigen Reißnadeln durch vorsichtiges Stechen entfernt. Bei ziehender Nadelführung besteht die Gefahr, daß Wurzeln abgerissen werden. Die stufenweise freigelegten Wurzelabschnitte werden auf einem karierten Papier maßstabgerecht mit Bleistiften verschiedener Härte abgebildet. Die stufenweise trockene Freilegung und Abbildung ermöglicht eine annähernd naturgetreue Darstellung der Bewurzelung einer Pflanze. Das mit Bleistift gezeichnete Wurzelbild muß mit Tusche auf Transparentpapier übertragen werden, damit es in allen Einzelheiten vervielfältigt werden kann. Nur dieses zeitraubende, höchste Aufmerksamkeit erfordernde und zeichnerisch hohe Ansprüche stellende Verfahren erlaubt die bestmögliche Darstellung der Bewurzelung älterer Pflanzen, die den tiefsten Einblick in das Wurzelwachstum im gewachsenen Boden vermittelt.

3. Erklärung der Fachausdrücke und Abkürzungen

Beschreibung der angeführten Bodentypen und Erklärung der Bodenprofile nach Heft 13 der Österreichischen Bodenkundlichen Gesellschaft, Wien 1969.

Unterwasserböden: Böden am Grund stehender oder langsam fließender Gewässer. Horizontabfolge noch nicht eindeutig festgelegt (KUNTZE et al., 1988).

Niedermoor: Durch vorwiegend biogene Verlandung von Gewässern entstandener Boden mit mehr als 20% wenig zersetzter org. Masse bei sandiger und mehr als 30% org. Masse bei toniger Mineralkomponente. Horizontfolge: T-G oder T-D.

Hochmoor: Über mineralischen oder torfigen Schichten bei kühlem Bodenklima vorwiegend aus Sphagnumtorf aufgebauter nährstoff- und mineralstoffarmer, stark saurer Boden. Horizontfolge: T-G oder T-D.

Anmoor: Unter Grundwassereinfluß entstandene Böden mit bis 20% stärker zersetzter, feinmodriger , schlammiger, tintig riechender org. Masse bei sandiger und bis 30% org. Masse bei toniger Mineralkomponente und mit mehr als 25 cm mächtigem A-Hor. Horizontfolge: A-G oder A-D.

Auboden: Schwemmlandböden im Aubereich, deren Wasserstand von dem eines offenen Gerinnes beeinflußt wird. Nach dem Grad der Bodenreife werden unterschieden:

Rohauboden: Junge unentwickelte Böden aus wenig veränderten alluvialen Sedimenten mit erst beginnender Humusanreicherung: Horizontfolge: A_i-C oder A_i-C-D.

Grauer Auboden: Aus noch nicht verbrauntem Schwemmaterial gebildete Böden. Horizontfolge: A-C oder A-C-D.

Brauner Auboden: Aus verbrauntem verlagertem oder an Ort und Stelle verbrauntem Schwemmaterial gebildete Böden: Horizontfolge: A-B-C, A-B-D, A-B_v-C oder A-B_v-D.

Gley: Durch Grundwasser oder Hangwasser (Hanggley) vernäßte Mineralböden mit ausgeprägtem G-Horizont.

Horizontfolge: AG-G, A_g-G, A-G_o-G_r.

Solontschak: Grundwasserbeeinflußte Salz- oder Salz/Alkali-Böden aus wasserdurchlässigem Feinsediment mit Salzausscheidungen in Trockenzeiten, die in Österreich temporär und auf die Bodenoberfläche beschränkt sind. Horizontfolge: A_{sa}-Gr, A_{sa}-G_o-G_r

Solonetz: Grundwasserbeeinflußte, oft salzhaltige, meist schwerere Alkaliböden aus Schwemmaterial mit Entsalzung des Oberbodens, Ausschlämmung von Humusstoffen und Anreicherung dieser im B-Hor. Horizontfolge: AE-B_h-G.

Rohboden: Junge unentwickelte Böden über festem oder grobklastischem Gestein oder Lockersediment mit erst beginnender Humusanreicherung. Horizontfolge A_i-C.

Eurendsina: Böden über festem oder grobklastischem, kalkigem Material . Profilfolge: A-C, AC-C. ,

Pararendsina: Böden über festem oder grobklastischem, kalkigem Material mit silikatischer Beimengung. Horizontfolge: A-C, A-AC-C.

Ranker: Böden über festem oder grobklastischem Silikatmaterial oder über silikatischem Lockersediment. Profilfolge: A-C, A-AC-C.

Tschernosem: Meist tiefgründige Böden aus kalkig-silikatischem Lockersediment mit meist mächtigem, gut gekrümeltem A-Hor. in semihumiden Gebieten. Profilfolge: A-C, A- AC-C.

Gebirgsschwarzerde: Böden aus kalkig-silikatischem Lockersediment mit ± mächtigem, gut gekrümeltem A-Hor. in warmen inneralpinen Trockengebieten. Profilfolge: A-C, A-AC-C.

Braunerde: Böden über silikatischem, bzw. silikatisch-karbonatischem Lockersediment (Lockersedimentbraunerde) oder silikatischem bzw. silikatisch-karbonatischem Gestein (Felsbraunerde) in humiden Gebieten. Profilfolge: A-B_v-C, A-B_v-C-D, A-B_v-D.

Semipodsol: Leichte, durchlässige Böden aus basenarmem, silikatischem Material mit undeutlich sichtbarem, meist nur an losen Quarzkörnern oder an bleichen Flecken erkennbarem E-Hor., der nicht in die Profilfolge einbezogen wird. Profilfolge bei deutlich erkennbarem Auflagehumus: O-A-B_s-C, bei undeutlich erkennbarem Auflagehumus: A-B_s-C.

Podsol: Leichte, durchlässige Böden aus basenarmem, silikatischem Material mit meist deutlich erkennbarem O-Hor. und E-Hor., Horizontfolge: O-A-E-B_h-B_s-C, O-A-E-B_s-C.

Pseudogley: Böden aus bindigen Sedimenten mit porösem, meist mit Punktkonkretionen versehenem P-Hor., der durch Rückstau mit Oberflächenwasser übersättigt und nach dessen Verdunstung ausgetrocknet sein kann, und mit dichtem, Wasser rückstauendem S-Hor., der durch räumliche Wechselfolge von Reduktions- und Oxydationsvorgängen ein marmoriertes Aussehen aufweist. Typische Horizontfolge: A-P-S-C.

Alpiner Rasenpseudogley: Böden aus schluffigen oder tonigen Sedimenten mit Reduktionserscheinungen in der Krume infolge lang andauernder Schneelage und mit meist zusätzlicher podsoliger Dynamik. Häufigste Horizontfolge: A-P-B_s-C (SOLAR, 1981).

Braunlehm: Aus reliktem, mineralischem Verwitterungsmaterial gebildete, meist tonreiche, kalkfreie, nährstoffarme, ocker- bis rotbraune Böden. Profilfolge: A-$B_{v\ rel}$-$C_{v\ rel}$, A-$B_{v\ rel}$-D.

Hor. Horizont, eine durch die Bodenentwicklung entstandene, im Gelände deutlich erkennbare, meist plagiotrop verlaufende Bodenschicht.

O = organischer Auflagehorizont über dem Mineralboden

A = meist oberster Mineralbodenhorizont mit deutlich erkennbarer Humusanreicherung

A_i = mit undeutlich erkennbarer Humusanreicherung

E = durch Auswaschung von Sesquioxyden, Ton- oder Humusstoffen bleicher bis fahlgefärbter unterer Teil des A-Hor. (Eluvialhorizont)

B = durch Eisenoxydhydrat gefärbter Verwitterungshorizont oder Anreicherungshorizont

B_v = B-Hor. mit Oxydation und Verlehmung durch Verwitterung an Ort und Stelle

B_h = B-Hor. mit sichtbarer Anreicherung von Humusstoffen aus den darüber liegenden Horizonten

B_s = B-Hor. mit Sesquioxydanreicherung aus den darüber liegenden Horizonten

C = festes, grob- oder feinkörniges mineralisches Ausgangsmaterial der Bodenbildung

D = unterlagerndes Material, das an der Bodenbildung nicht beteiligt ist, den Boden aber beeinflußt

G = durch Grundwassereinfluß geprägter Horizont, der durch Fe-Reduktion grau bis blaugrau oder

grüngrau bis olivgrün gefärbt ist (Reduktionsbereich) oder durch sekundäre Fe-Oxydation rostbraune bis rostrote Flecken, Röhren (Wurzelgänge) oder Schichten aufweist (Oxydationsbereich)

G_r = Reduktionsbereich des G-Hor.

G_o = Oxydationsbereich des G-Hor.

P = fahle, nicht oder nur schwach humose Stauzone mit Punktkonkretionen, in der sich das über dem Staukörper rückstauende Tagwasser ansammelt

S = unter dem P-Hor. liegender Staukörper eines Pseudogley mit meist deutlicher Marmorierung

T = Torfschicht, T_{erd} = vererdete Torfschicht

W = Behelfsbezeichnung für das über dem Unterwasserboden aufgestaute Wasser

JP = Unterwasserrohboden aus verschiedenen Sedimenten, ohne sichtbaren Humusgehalt

JG = Grauschlammboden (Gyttja), meist vermengt mit Sedimenten verschiedener Korngröße

Weitere Buchstabenindices zur näheren Horizontbezeichnung

g = Horizont mit leichten Gleyerscheinungen, z. B. A_g

ca = Horizont mit Kalziumkarbonatanreicherung, z. B. C_{ca}

sa = Horizont mit Salzanreicherung, z. B. A_{sa}

beg = durch rel. junge Überlagerungen begrabener Horizont, z. B. A_{beg}

fos = in geologischer Vorzeit gebildeter und überlagerter (fossiler) Horizont, z. B. A_{fos}

rel = in geologischer Vorzeit gebildeter (relikter) Bodenhorizont, z. B. B_{rel}

Botanische Fachausdrücke:

Polwurzel: Bei der Keimung aus dem Wurzelpol hervorgegangene, meist vorwüchsige, verzweigte Wurzel

Sproßwurzel: Aus einem Sproß hervorgegangene, meist verzweigte Wurzel

Polwurzelpflanze: Pflanze nur mit meist vorwüchsiger Polwurzel

Sproßwurzelpflanze: Pflanze nach Absterben der Polwurzel nur mit meist verzweigten Sproßwurzeln

Polwurzel-Sproßwurzelpflanze: Pflanze mit Polwurzel und Sproßwurzeln

Monopodiale Sproßverzweigung: Fortwachsender Muttersproß mit abzweigenden Seitensprossen

Sympodiale Sproßverzweigung: Oberster Seitensproß setzt den Muttersproß fort, nachdem der Hauptsproß das Wachstum eingestellt hat, z.B. Rhizome

Plagiotrop: Waagrecht oder schräg verlaufende Wachstumsrichtung

Orthotrop: Senkrechte oder aufsteigende Wachstumsrichtung

4. Grundachsen- und Wurzeltypen

Die räumliche Gestaltung des Wurzelkörpers hängt wesentlich davon ab, ob die Ansatzstellen der Wurzeln dicht beisammen stehen oder ob sie ± weit voneinander entfernt sind. Die Verteilung der Ansatzstellen der Wurzeln wird von der Gestalt der Grundachse bestimmt. Zum besseren Verständnis der Wurzeltypen, vor allem jener der Sproßwurzelpflanzen, ist es daher notwendig, die ihnen zugrunde liegenden Grundachsentypen zu kennen.

4.1. Grundachsentypen

Grundachsen sind Sproßteile, die unter der Erde oder oberhalb der Erde in Bodennähe wachsen. Aus den Grundachsen gehen Wurzeln, Laub- und Blütentriebe hervor. Laubtriebe sind oberirdische Triebe, die in der Regel grüne Blätter und Spreiten tragen. Ihre Ansatzstellen an den Grundachsen können dicht beisammen stehen oder mehr oder weniger weit voneinander entfernt sein. Davon hängt es ab, ob eine Pflanze mehr zu einem horstförmigen Wuchs oder zu einem rasenförmigen Wuchs neigt.

Die Polwurzel der Einkeimblättrigen Pflanzen stirbt in der Regel frühzeitig ab. Die Bewurzelung älterer Pflanzen ist daher meist zur Gänze sproßbürtig. Die Polwurzel Zweikeimblättriger Pflanzen kann bis zum Absterben der Pflanze ausdauern oder zumindest über eine längere Wachstumsperiode erhalten bleiben. Aus diesem Grund unterscheiden sich die Grundachsentypen der Einkeimblättrigen Pflanzen grundlegend von jenen der Zweikeimblättrigen Pflanzen. Sie werden daher getrennt voneinander dargestellt und beschrieben.

Grundachsen kurz, gestaucht, verdickt oder nicht verdickt.

Zwiebel: Grundachse scheiben-kegelförmig, Blattscheiden verdickt, fleischig. **1.1**, Dolden-Milchstern, **1.2**, Frühlings-Knotenblume, **1.3**, Stern-Narzisse.

Knollen: Verdickung der Keimachse (Hypocotyl) bzw. von Sproßinternodien. **2.1**, Herbstzeitlose, **2.2**, Frühlings-Safran, **2.3**, Knollige Gerste.

Horste dicht: Grundachsen nicht verdickt, Seitensprosse nur im Bereich gestauchter Internodien entstehend. **3.1**, Pfriemengras, **3.2**, Rasenschmiele, **3.3**, Kalk-Blaugras, **3.4**, Gemsen-Simse, **3.5**, Borstgras.

Horste locker: An den aufrechten Trieben auch im Bereich der gestreckten Halminternodien Seitensprosse entstehend. **4.1**, Goldhafer, **4.2**, Bartgras, **4.3**, Gewöhnlicher Salzschwaden **4.4**, Sand-Lieschgras.

Grundachsen verlängert, gestaucht oder nicht gestaucht, verdickt oder nicht verdickt, ober- oder unterirdisch:

Kriechtriebe: Grundachsen oberirdisch, nicht gestaucht, nicht verdickt, ergrünend, Laubblätter tragend. **5.1**, Kriech-Straußgras, **5.2**, Sumpf-Straußgras.

Rhizom: Grundachsen unterirdisch, gestaucht, verdickt, Niederblätter tragend. **6.1**, Gras-Schwertlilie, **6.2**, Ästige Zaunlilie.

Ausläufer: Grundachsen unterirdisch, nicht gestaucht, nicht verdickt, Niederblätter tragend.

Grundachsen mit kurzen, laubtriebfreien Abschnitten, Laubtriebe meist einzeln stehend, **7.1**, Sand-Segge.
Grundachsen mit langen, laubtriebfreien Abschnitten, Laubtriebe gedrängt stehend, **7.2**, Dreinervige Segge.

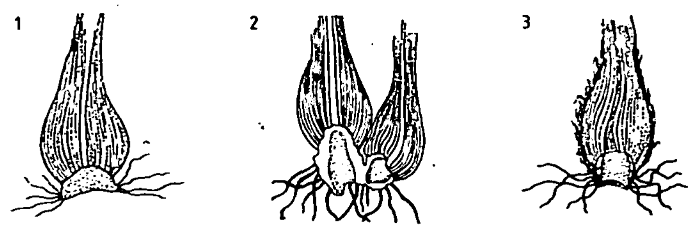


Abb. 1: 1 *Ornithogalum pyrenaicum*, 2 *Leucojum vernum*, 3 *Narcissus radiiflorus*.

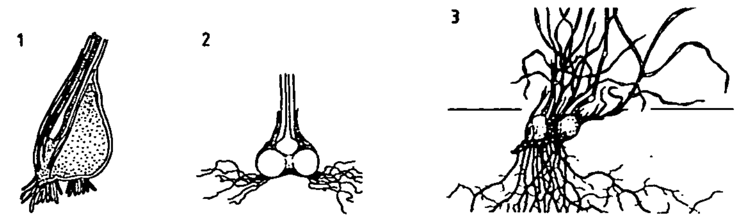


Abb 2: 1 *Colchicum autumnale*, 2 *Crocus albiflorus*, 3 *Hordeum bulbosum*. 1 nach LOEW & KIRCHNER in K. L. SCH. (1934).

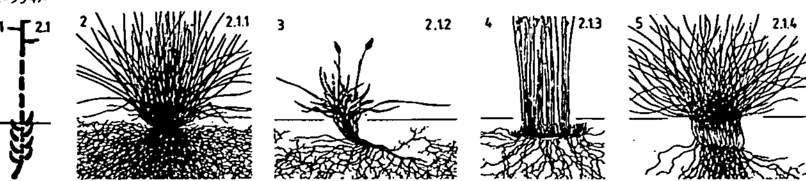


Abb. 3: 1 *Stipa capillata* (Typ 2.1), (schwarze Internodien laubtragend, weiße mit Niederblättern, Haken = Knospen bzw. junge Triebe), 2 *Deschampsia cespitosa* (Typ 2.1.1), 3 *Sesleria varia* (Typ 2.1.2), 4 *Juncus jacquinii* (Typ 2.1.3), 5 *Nardus stricta* (Typ 2.1.4). 1 nach MÜHLBERG (1967).

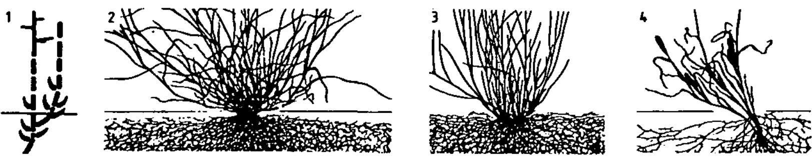


Abb. 4: 1 *Trisetum flavescens*, 2 *Bothriochloa ischaemum*, 3 *Puccinellia distans*, 4 *Phleum arenarium*. 1 nach MÜHLBERG (1967).



Abb. 5: 1 *Agrostis stolonifera*, 2 *Agrostis canina*.

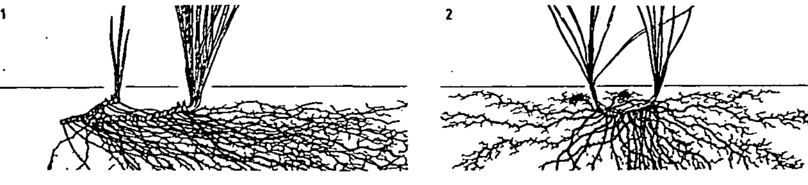


Abb. 6: 1 *Iris graminea*, 2 *Anthericum ramosum*.

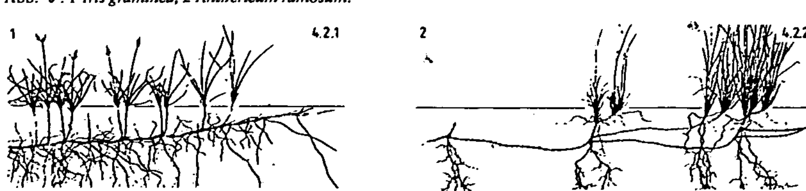


Abb. 7: 1 *Carex arenaria* (Typ 4.2.1), 2 *Carex trinervis* (Typ 4.2.2).

Abb. 25: Grundachsentypen von Einkeimblättrigen Pflanzen – Monocotyledonae. Darstellung und Beschreibung in Anlehnung an KUTSCHERA & LICHTENEGGER (1982).

Polwurzelpflanzen mit deutlich vorwüchsiger Polwurzel (Keimwurzel) und davon ausgehenden Seitenwurzeln. Sproßbürtige Bewurzelung fehlend oder geringfügig.

Grundachse unverzweigt, gestaucht: **1,** Wegwarte *Cichorium intybus.*

Achsentriebe oberirdisch, verlängert: **2,** Salz-Wermut *Artemisia monogyna.*

Achsentriebe unterirdisch, gestaucht: **3,** Dreiköpfiger Klee *Trifolium trichocephalum.*

Rosettenstaude, Grundachse gestaucht, mit rosettenartig angeordneten Grundblättern und mit nicht beblättertem Stengel (Schaft): **4,** Gewöhnlicher Löwenzahn *Taraxacum officinale.*

Halbrosettenstaude, Grundachse schwach gestaucht, mit rosettenartig angeordneten Grundblättern, Stengel mit vereinfachten Blättern: **5,** Rauhhaar-Gänsekresse *Arabis hirsuta.*

Halbrosettenstaude, mehrköpfig, Polwurzel oft gespalten, dann mehrere gestauchte Grundachsen mit Blattrosetten: **6,** Grauer Löwenzahn *Leontodon incanus.*

Vielköpfige Staude, Grundachse gestaucht, mit mehreren gestauchten Verzweigungen: **7,** Echter Haarstrang *Peucedanum officinale.*

Achsentriebe verzweigt, schwach verlängert, schwach bewurzelt: **8,** Sichel-Luzerne *Medicago falcata.*

Sproßwurzelpflanzen, Polwurzel ± früh absterbend, Bewurzelung sproßbürtig.

Aufrechte Hypokotylknolle: **1,** Rosenwurz *Rhodiola rosea.*

Einjährige Ausläuferknollen, Grundachsen verlängert, seitwärts wachsend, endwärts zu Knollen verdickt: **2,** Kartoffel *Solanum tuberosum.*

Einjährige Rhizomknolle, Grundachse knollenförmig verdickt, aufrecht wachsend: **3,** Knollen-Hahnenfuß *Ranunculus bulbosus.*

Mittelstock, Grundachse mehrjährig, gestaucht, kurz: **4,** Scharfer Hahnenfuß *Ranunculus acris.*

Rhizom, Grundachse mehrjährig, gestaucht, verdickt, ± verlängert, aufrecht oder seitwärts wachsend, verzweigt oder unverzweigt: **5,** Hohe Schlüsselblume *Primula elatior,* **6,** Schlangen-Knöterich *Polygonum bistorta,* **7,** Stengellose Kratzdistel *Cirsium acaule.*

Kriechtriebe, Grundachse oberirdisch, verlängert, unverdickt: **8,** Gänsefingerkraut *Potentilla anserina.*

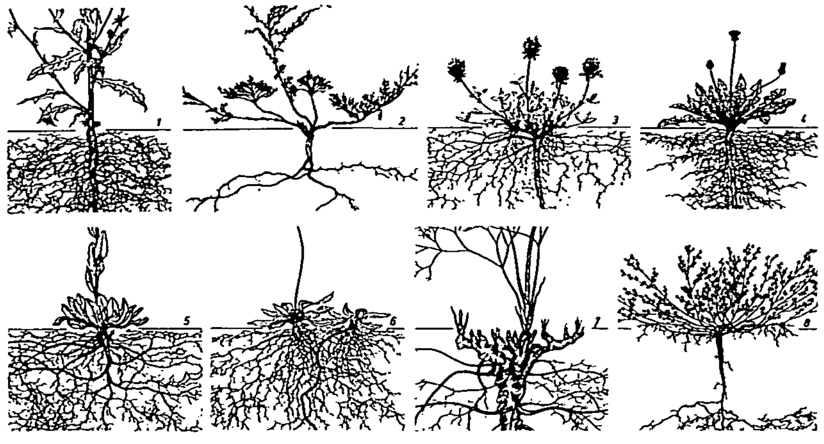
Ausläufer, Grundachse unterirdisch, verlängert, unverdickt: Sproßwurzeln nicht erstarkt, **9,** Großes Flohkraut *Pulicaria dysenterica,* Sproßwurzeln polwurzelähnlich erstarkt, **10,** Silikat-Glocken-Enzian *Gentiana acaulis.*

Kriechsprosse, Sproßachse kriechend, beblättert: **11,** Echter Ehrenpreis *Veronica officinalis.*

Cotyledonarsprosse: 12, Österreichischer Lein *Linum austriacum.*

Wurzelsprosse, aus lateral verlaufenden, unverdickten Seitenwurzeln: **13,** Sand-Silberscharte *Jurinea cyanoides,* aus Wurzelknollen: **14,** Süßkartoffel *Ipomoea batatas.*

Polwurzelpflanzen





Sproßwurzelpflanzen

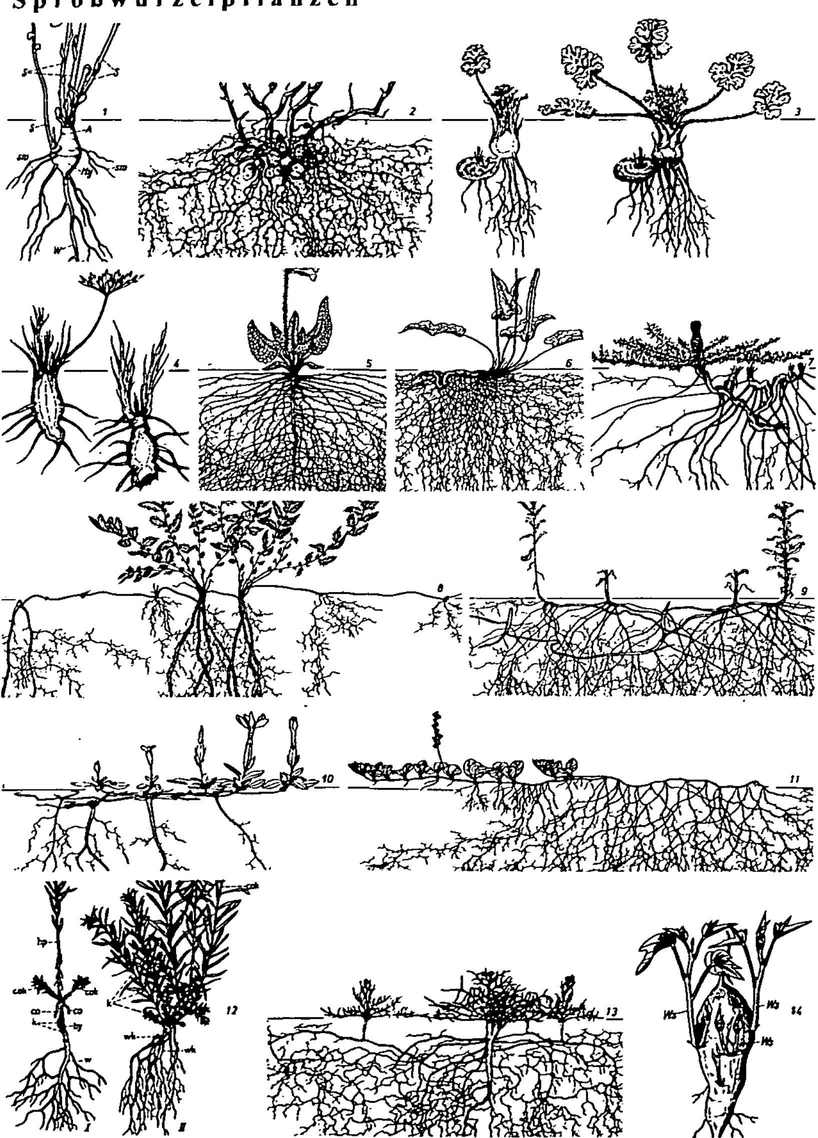


Abb.26: Grundachsentypen Zweikeimblättriger Pflanzen – Dicotyledonae. Darstellung und Beschreibung in Anlehnung an KUTSCHERA & LICHTENEGGER (1982).

4.2 Wurzeltypen

Wurzeltypen sind das Ergebnis erblicher Anlagen und ökologischer Einflüsse, insbesondere der Einflüsse des Klimas und des Bodens. Ihre Darstellung und Beschreibung erfolgt in Anlehnung an KUTSCHERA (1960) und KUTSCHERA & LICHTENEGGER (1982, 1992). Die Formen der Bewurzelung unterliegen infolge verschiedener Umwelteinflüsse großen Veränderungen. Es ist daher schwierig, allgemein gültige Grundtypen aufzustellen. Aus ökologischer Sicht am zutreffendsten sind jene Wurzeltypen, die in Übereinstimmung mit Bodentypen Großklimaräume kennzeichnen und die innerhalb dieser Großklimaräume für bestimmte Standorte kennzeichnend sind.

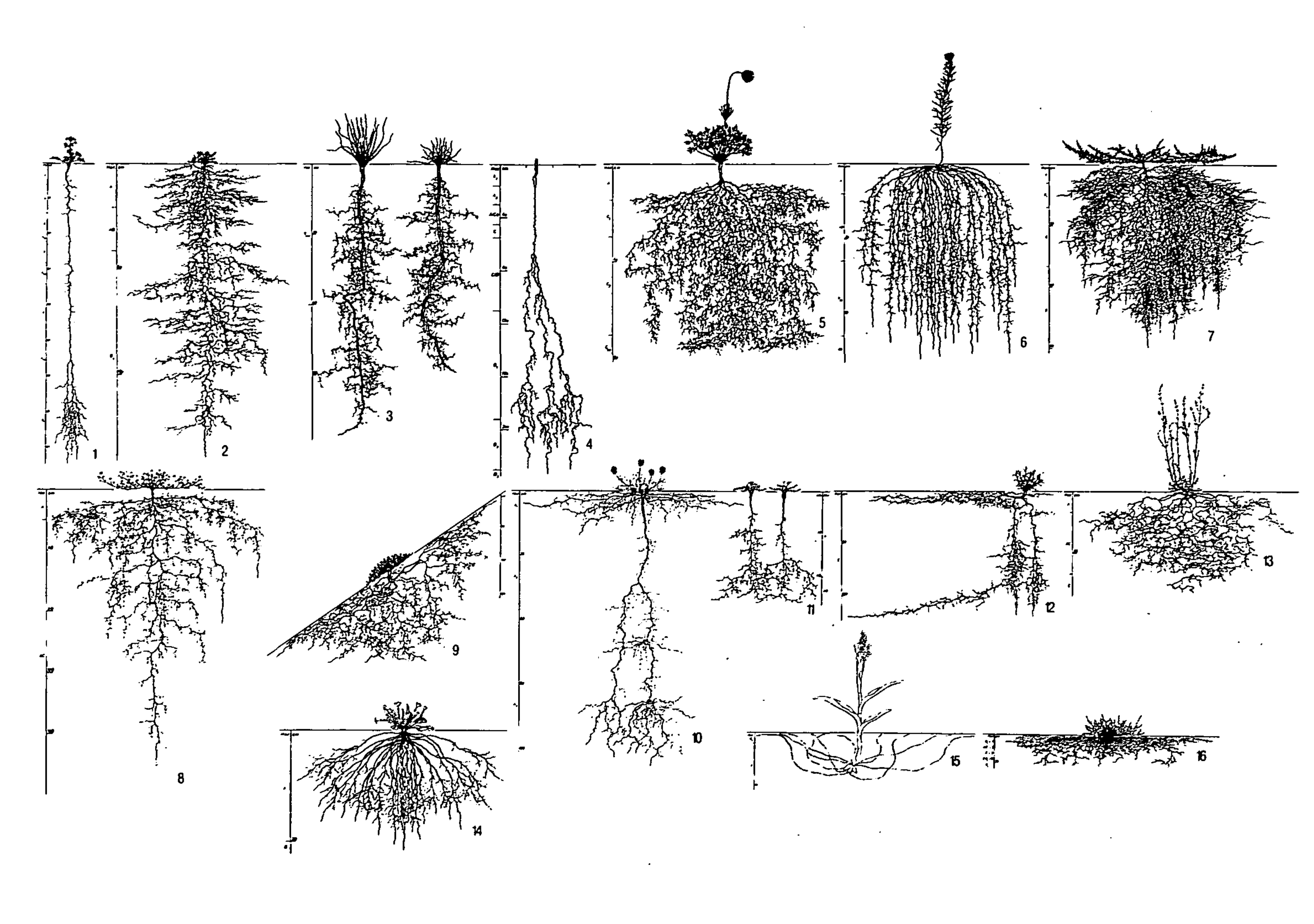


Abb. 27 (linke Seite): Wurzeltypen auf natürlichen Standorten. Aus KUTSCHERA & LICHTENEGGER (1982) vereinfacht dargestellt und beschrieben.

Strangförmig: 1, Gewöhnliche Donardistel *Eryngium campestre,* auf oberbodentrockenem, grundfeuchtem braunem Auboden, Niederrhein. Polwurzel in den trockenen Bodenschichten wenig, in den grundfeuchten Schichten stark quastenförmig verzweigt. **2,** Gewöhnlicher Wundklee *Anthyllis vulneraria,* auf schotterreicher Lockersedimentbraunerde, Kärntner Becken. Polwurzel in dem tiefreichend halbtrockenen Boden gleichmäßig in rel. kurze Seitenwurzeln verzweigt. **3,** Zottige Schwarzwurz *Scorzonera villosa,* auf Rotlehm, Istrien. Dick strangförmige Polwurzel in zahlreiche dünne Seitenwurzeln verzweigt, die bei hoher Trockenheit absterben und sich nach Niederschlägen rasch neu bilden.

Strang-kegelförmig: 4, Ruten-Knorpelsalat *Chondrilla juncea,* auf Schwarzerde über Schotter, Nordburgenland. Strangförmige Polwurzel mit Beginn des schotterreichen Untergrundes in kräftige Seitenwurzeln verzweigt, die stark gewunden in spitzem Kegel den grundfrischen Schichten zustreben und sich dort stärker verzweigen.

Zylinderförmig: 5, Wiesen-Kuhschelle *Pulsatilla pratensis,* auf Mullrendsina, Eisenstadt, Burgenland. In dem trockenen, warmen Boden wachsen alle Wurzelstränge bogenförmig nach unten, bis sie in dem verkrusteten Kalkhorizont plötzlich enden und sich stark verzweigen. **6,** Gold-Aster *Aster linosyris,* auf Kalkbraunerde, Rust, Burgenland. In dem trockenen, warmen Boden ohne Kalkkruste wachsen alle Wurzelstränge gleichmäßig bogenförmig nach unten.

Zylinder-kegelförmig: 7, Deutscher Ginster *Genista germanica,* auf schotterreicher Lockersediment-Braunerde, Kärntner Becken. Auf dem oberbodentrockenen, aber unterbodenfrischen Standort bleiben die äußeren, bogig abwärts wachsenden Wurzelstränge infolge weniger tief reichender Wärme- und Feuchteschwankungen in ihrem Tiefenstreben zurück. Der im Oberboden zylinderförmig ausgebildete Wurzelkörper läuft daher unten kegelförmig zusammen.

Verkehrt kegelförmig: 8, Bockshornklee *Trigonella balansae,* auf Schwemmland, Rhodos. Auf dem nach unten rasch zunehmend feuchten Boden bleibt das Tiefenwachstum der Seitenwurzeln zurück. **9,** Kahler Tragant *Astragalus denudatus,* auf einem Schuttkegel, Nordkaukasus, 1900m. In dem abgleitenden Schutt verankert sich die Pflanze vor allem mit den oben weit seitwärts ausgebreiteten Wurzeln. Das geringe Tiefenwachstum, das vor allem auf die nach unten rasch zunehmende Bodenfeuchte zurückzuführen ist, bewirkt einen breit kegelförmig nach oben erweiterten Wurzelkörper.

Pilzförmig: 10, Dreiköpfiger Klee *Trifolium trichocephalum,* auf tiefgründiger Mullpararendsina, Nordkaukasus, 1850 m. In der subalpinen Stufe breiten sich die oberen Seitenwurzeln in den stärker erwärmten oberen Bodenschichten aus. **11,** Kaukasischer Kümmel *Carum caucasicum,* auf Gebirgsbraunerde, Nordkaukasus, 3050 m. Am Rande der Schneegrenze entwickeln sich nur noch in tieferen, weniger ausgefrorenen Bodenschichten längere Seitenwurzeln. Es entsteht dadurch ein verkehrt pilzförmiger Wurzelkörper.

Hantelförmig: 12, Sand-Lotwurz *Onosma arenarium,* auf Mainzer Sand. Die nach unten rel. rasch abnehmenden Wärme- und Feuchteschwankungen bewirken die Bildung einer oberen und einer unteren, flachstreichenden Wurzelgruppe.

Eiförmig: 13, Ohrlöffel-Leimkraut *Silene otites,* auf trockenem Kalkschutt, Istrien. Die starken Windungen in dem hohlraumreichen Boden beschränken das Tiefenwachstum der Wurzeln.

Schirmförmig: 14, Stengellose Schlüsselblume *Primula acaulis,* auf schattiger Braunerde, Südkärnten. In dem kühlen Boden enden die bogig abwärts wachsenden Wurzelstränge sehr bald in annähernd gleicher Tiefe.

Schalenförmig: 15, Breitblatt-Knabenkraut *Dactylorhiza majalis,* auf Flachmoor-Torf, Kärntner Becken. In dem zeitweise stark erhitzten Torfboden wachsen die Wurzeln bogenförmig aufwärts.

Scheibenförmig: 16, Besenheide *Calluna vulgaris,* auf Eisenpodsol, Lüneburger Heide. Oberhalb der verhärteten Ortssteinschicht breiten sich die Wurzeln in den lockeren Sandschichten weit seitwärts aus.

5. Einfluß der Wachstumsfaktoren auf das Wurzelwachstum

Den Einfluß der Wachstumsfaktoren auf das Wurzelwachstum hat bereits KUTSCHERA (1960) ausführlich beschrieben. Den größten Einfluß auf das Wurzelwachstum üben die Wachstumsfaktoren Wärme und Wasser aus. Die Beschreibung der Wurzelformen in den einzelnen Lebensräumen kann sich daher auf den Einfluß dieser Wachstumsfaktoren beschränken. Dies auch deshalb, weil ihre gemeinsame Wirkung, die im Klima zum Ausdruck kommt, sich am stärksten auf den Pflanzenwuchs auswirkt.

5.1. Einfluß der Wärme auf das Wurzelwachstum

Sowohl mit zunehmender Seehöhe als auch mit zunehmender geographischer Breite nimmt die Temperatur ab. So beträgt die mittlere Jahrestemperatur in St. Paul im Lavanttal bei einer Seehöhe von 348 m 7,8° und auf dem Reißeck in Kärnten bei einer Seehöhe von 2248 m 0° (TSCHERNUTTER, 1983). In Wien beträgt die mittlere Jahrestemperatur bei einer geographischen Breite von 47°12' ca. 10°, in Jädraas in Schweden bei einer geographischen Breite von 60°49' ca. 2° (LINDROTH, 1985). Je stärker sich der Boden erwärmt, umso tiefer dringt die Wärme in den Boden ein. Temperaturschwankungen und damit auch Feuchteschwankungen erreichen daher in warmen Lagen viel größere Tiefen als in kühlen Lagen. Das Tiefenwachstum der Wurzeln wird dadurch angeregt (KUTSCHERA, 19971,1972). Es ist deshalb in humiden Gebieten der gemäßigten Zone umso größer, je höher die mittlere Jahrestemperatur ist und je größer die Temperaturschwankungen innerhalb des Jahres sind (Kontinentalität).

Mit Zunahme des Tiefenwachstums ändert sich auch die Verteilung der Wurzelmasse im Boden. In warmen Lagen verteilt sich die Wurzelmasse mehr nach der Tiefe, in kühlen Lagen mehr nach der Seite. Die Veränderung der Verteilung der Wurzelmasse bewirkt eine Veränderung des Humusgehaltes in den verschiedenen Bodenschichten. In warmen Lagen sind die Böden viel tiefgründiger humos als in kühlen. In den oberen Bodenschichten ist der Humusgehalt in den warmen Lagen wegen des regeren Humusabbaues geringer als in kühlen (Abb.28). Grünlandböden weisen in warmen Tieflagen in den obersten Bodenschichten einen Humusgehalt von ca. 6-12 %, in den kühlen, höheren Berglagen von ca. 10-20 % auf (LICHTENEGGER, 1996).

Abb. 28 (rechte Seite): Abnahme des Wurzeltiefganges und der Mächtigkeit des Humushorizontes und Zunahme des Humusgehaltes in den oberen Bodenschichten mit Abnahme der Temperatur.
Links: Tiefes Eindringen der Wurzeln der Weichen Trespe *Bromus hordeaceus* auf tiefgründig humoser Braunerde ohne starke Humusanreicherung in den oberen Bodenschichten, Glatthaferwiese, Kärntner Becken, 450 m, mittlere Jahrestemperatur ca. 8°.
Rechts oben: Geringer Wurzeltiefgang auf podsoliger Braunerde mit starker Humusanreicherung in den oberen Bodenschichten, Gemsenheidebestand, Koralm, 2100 m, mittlere Jahrestemperatur ca. 0°.
Unten: Geringer Wurzeltiefgang auf Rasenpseudogley mit starker Humusanreicherung in den oberen Bodenschichten, Besenheide-Bestand, Mittel-Schottland. Fotos: Lichtenegger



5.1.1. Einfluß der geographischen Breite auf das Wurzelwachstum

Die Abnahme der Bodenerwärmung mit Zunahme der geographischen Breite ist auf die Verringerung der Einstrahlungsintensität infolge Abnahme des Einstrahlungswinkels zurückzuführen (LAMBERT'sches Gesetz, zit. HÄCKEL, 1990). Die allmähliche Wärmeabnahme bewirkt eine Verringerung des Wurzeltiefganges erst über große Entfernungen. Daher verflachen auch die Humushorizonte nur allmählich. Sehr anschaulich zeigt dies die Darstellung von SCHENNIKOW (zit. WALTER, 1984), nach der in der osteuropäischen Tiefebene der Humushorizont von der Waldsteppe bis in die Tundra allmählich abnimmt.

Tabelle 1: Rückgang der Durchwurzelungstiefe in Zentimetern mit Abnahme der Erwärmung infolge Zunahme der geographischen Breite

Pflanzenart	Südungarn	Kärnten	Holland	Norddeutschland	Südschweden
Lolium perenne		59	21		
Cirsium arvense		236		150	120
Pimpinella saxifraga		273			160
Calluna vulgaris		78			40
Pinus sylvestris		185			50
Juniperus communis	310			96	

Dem größeren Tiefenstreben der Wurzeln in wärmeren Gebieten steht häufig eine größere Seitenausdehnung der Wurzeln in kühleren Gebieten gegenüber. So erreicht im Kärntner Becken das dargestellte Sproßwurzelsystem der Acker-Kratzdistel *Cirsium arvense*, das aus Wurzelknospen selbst aus tieferen Bodenschichten oberirdische Triebe hervorbringt, bei einer Tiefe von 236 cm nur eine Seitenausdehung von 130 cm. In Südschweden (Jädraas) breitete sich das zusammenhängend gebliebene Sproßwurzelsystem 503 cm weit in den oberen Bodenschichten aus. Die abwärts wachsenden Wurzeln erreichen nur eine Tiefe von 119 cm. Das unterirdische Wachstum erfolgt somit im kühleren Schweden hauptsächlich in den oberen, besser erwärmten Bodenschichten. Ein größeres Tiefenstreben unterbleibt auch deshalb, weil die Böden infolge der geringeren Verdunstung nicht mehr bis in größere Tiefen austrocknen. Im gegenständlichen Fall weist selbst der durchlässige Sandboden bereits ab einer Tiefe von ca. 73 cm infolge Überfeuchtung deutlich Spuren von Reduktionserscheinungen auf (C_g-Hor.). Im sommerwarmen Kärntner Becken herrscht auf dem wesentlich tiefgründiger erwärmten Boden trotz zeitweise weit heraufreichenden Grundwassereinflusses deutlich das Tiefenstreben der Wurzeln vor. Das häufig zu beobachtende vorherrschende Tiefenstreben der Wurzeln in warmen Gebieten schützt die Pflanzen selbst auf zeitweise überfeuchteten Böden vor Wassermangel, wenn die oberen Bodenschichten in warmen, regenarmen Zeiten stärker austrocknen.

Auch die Sproßwurzelsysteme der Gräser sind mit abnehmender Erwärmung weniger tiefstrebend und im Vergleich dazu weiter seitwärts ausgebreitet. So weist das Wurzelsystem des

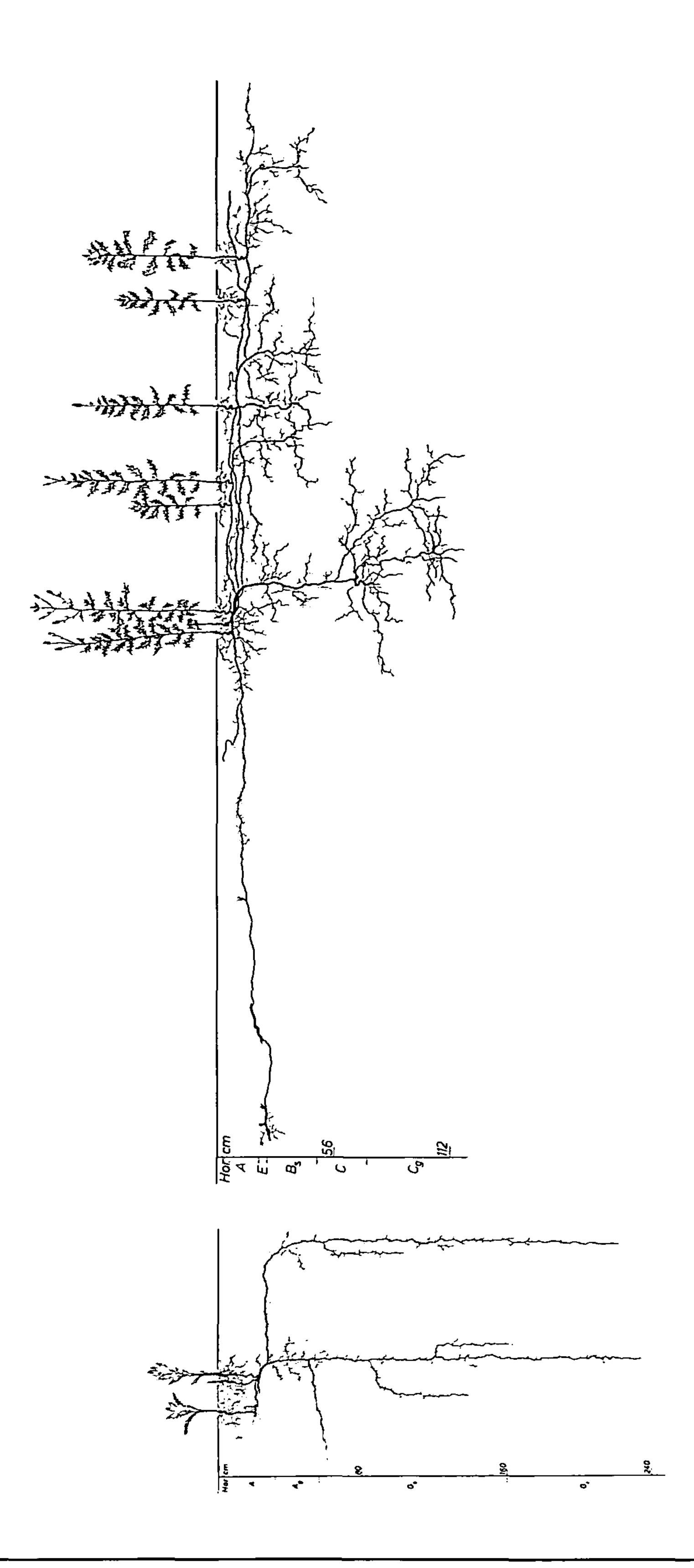


Abb. 29:
Links: Acker-Kratzdistel *Cirsium arvense,* Sproßwurzelpflanze, Sprosse aus Wurzelknospen hervorgehend, Acker, Mullgleyboden, Raum Klagenfurt. Aus KUTSCHERA & LICHTENEGGER (1992).

Rechts: Acker-Kratzdistel *Cirsium arvense,* Sproßwurzelpflanze, Sprosse aus Wurzelknospen hervorgehend, Acker, sandiger Podsol, Jädraas, Schweden.

Deutschen Weidelgrases *Lolium perenne* in Kärnten auf tiefgründig erwärmtem, sommertrockenem Boden eine Tiefe von 59 cm und eine Seitenausdehnung von 100 cm auf. Im sommerkühleren Holland erreicht es auf kühlerem, feuchterem Boden nur eine Tiefe von 21 cm und eine Seitenausdehnung von 149 cm. Bemerkenswert ist auch, daß die Bestockungsdichte des Deutschen Weidelgrases in dem warmen Gebiet größer ist. In Holland bildet es sogar ausläuferartig verlängerte Grundachsen. Die Zunahme des Horstwuchses bei Gräsern mit zunehmender Wärme und Trockenheit ist eine weltweite Erscheinung. Sie erreicht ihren Höhepunkt in den Subtropen.

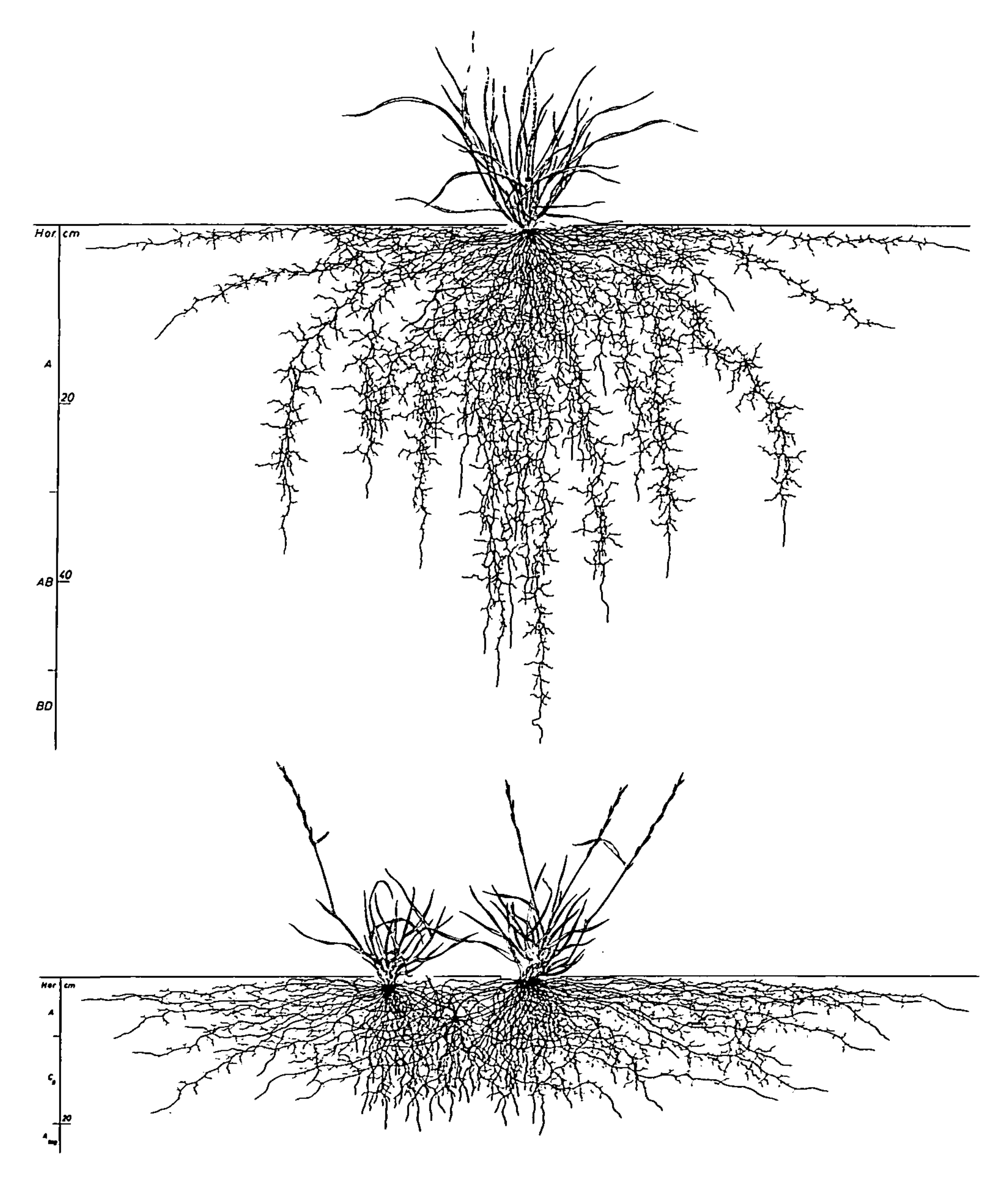


Abb.30: Einfluß der Temperatur auf das Tiefenwachstum und auf die seitliche Ausbreitung der Wurzeln von Gräsern. **Oben**: Deutsches Weidelgras auf sommerwarmem Boden in Kärnten. **Unten**: Deutsches Weidelgras auf sommerkühlem Boden in Holland. Aus KUTSCHERA & LICHTENEGGER (1992).

Bei den Polwurzelpflanzen nimmt mit abnehmender Bodenerwärmung vor allem der Wurzeltiefgang ab. Im Kärntner Becken erreicht die stark vorwüchsige Polwurzel der Kleinen Bibernelle *Pimpinella saxifraga* auf sandiger, schotterreicher Braunerde eine Tiefe von 273 cm. In Schweden verliert die Polwurzel auf sandigem Boden bereits in einer Tiefe von ca.100 cm ihre Vorwüchsigkeit, indem sie sich in lange, seitwärts verlaufende Wurzeln verzweigt.

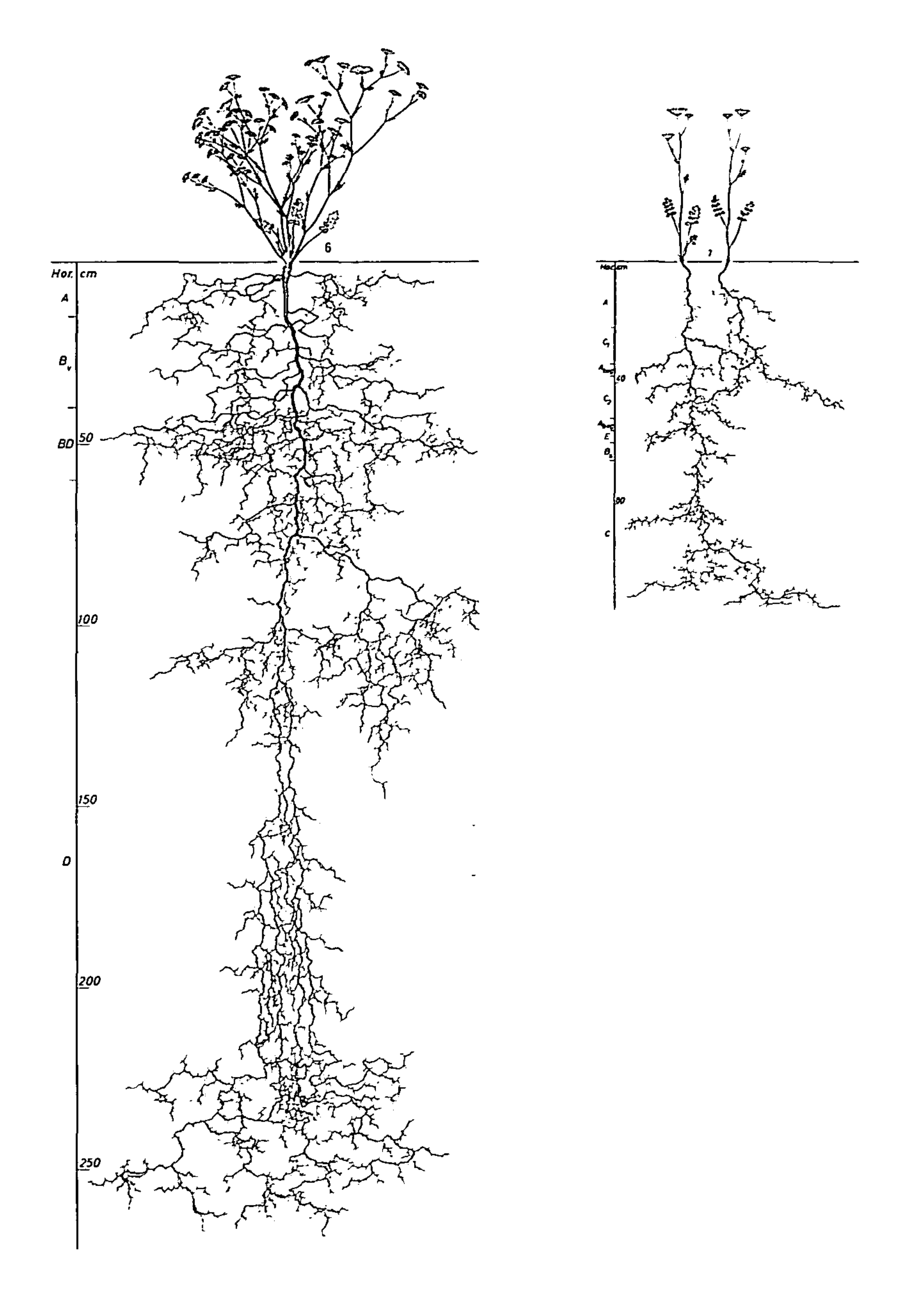


Abb. 31: Abnahme des Tiefenstrebens der Polwurzel der Kleinen Bibernelle *Pimpinella saxifraga* mit zunehmender geographischer Breite. **Links**: Großes Tiefenstreben der Polwurzel im Kärntner Becken. **Rechts**: Geringes Tiefenstreben der Polwurzel in Schweden (Jädraas).

5.1.2. Einfluß der Seehöhe auf das Wurzelwachstum

Mit zunehmender Seehöhe nimmt die Erwärmung der Luftschicht und damit die Bodenerwärmung entsprechend dem adiabatischen Temperaturgradienten infolge Abnahme der Dichte der wärmeabsorbierenden Gase rasch ab. Dementsprechend rasch verändern sich der Wurzeltiefgang (Tab. 2) und die Verteilung der Wurzelmasse im Boden.

5.1.2.1. Bewurzelung krautiger Pflanzen in verschiedenen Höhenlagen

Das augenfälligste Kennzeichen in der Veränderung der Bewurzelung mit zunehmender Seehöhe ist die Abnahme des Wurzeltiefganges. Wie aus Tab. 2 ersichtlich, nimmt die Wurzeltiefe des Glatten Brillenschötchens *Biscutella laevigata* in Kärnten bei einem Höhenunterschied von etwas mehr als 1 km (St. Paul – Heiligenblut) und einem Unterschied der mittleren Jahrestemperatur von ca. 2,5° von 214 cm auf 118 cm, also um ca. 45% ab. Bei der Wetterdistel *Carlina acaulis* nimmt der Wurzeltiefgang bei einem Höhenunterschied von 1600 m und einer Abnahme der mittleren Jahrestemperatur um ca. 7° bereits um ca. 73% ab. Bezogen auf die Höhenzunahme um 1m ist die Abnahme des Wurzeltiefganges um ca. 0,04% bei beiden Arten annähernd gleich. Um eine ähnlich starke Abnahme des Wurzeltiefganges mit Zunahme der geographischen Breite zu erzielen, bedarf es großer Entfernungen. Bei einer Entfernung von ca. 1400 km (Klagenfurt - Jädraas in Schweden) und einem Temperaturunterschied von ca. 4° verringert sich beispielsweise die Wurzeltiefe der Besenheide *Calluna vulgaris* von 78 cm auf 44 cm. Das ist eine Abnahme von ca. 44%. Von der raschen Abnahme der Wurzeltiefe mit zunehmender Seehöhe sind nicht nur die krautigen Pflanzen betroffen. Auch die Sträucher und Bäume wurzeln mit zunehmender Höhe immer flacher. Im Glocknergebiet erreichten die Wurzeln der Lärche *Larix decidua* auf einem Südhang in 1420 m NN eine Tiefe von ca. 200 cm, in 2070 m NN trotz Tiefgründigkeit des Bodens nur noch ca. 70 cm. Baumförmig wachsender Wacholder *Juniperus communis* erreichte bei Lienz in 670 m NN eine Wurzeltiefe von ca. 130 cm. Der Zwerg-Wacholder *Juniperus communis* ssp. *alpina* breitet seine Wurzeln auf der Turrach in 1850 m NN nur noch flach in den obersten Bodenschichten aus. Als Folge der Abnahme des Wurzeltiefganges mit Zunahme der Seehöhe ändert sich auch die räumliche Verteilung der Wurzelmasse im Boden.

Tabelle 2: Rückgang des Wurzeltiefganges von Kräutern mit Zunahme der Seehöhe in Kärnten.

Seehöhe in m	344	470	1420	1910	2070
Wurzeltiefe in cm bei:					
Biscutella laevigata	214		118		
Carlina acaulis		408	123		66
Taraxacum officinale		240		35	

In den **warm-trockenen Tieflagen** wie im pannonischen Raum Ostösterreichs oder im submediterranen Raum der nördlichen Adria verteilt sich die Wasser aufnehmende Wurzelmasse der Gräser ziemlich gleichmäßig auf den von ihnen durchwurzelten Bodenraum. Die in Abb. 32 dargestellte Pflanze des Gemeinen Goldbart *Chrysopogon gryllus* entwickelt auf der tiefgründig erwärmten mediterranen Braunerde trotz des seichten Humushorizontes ein schmal nach der Tiefe ausgerichtetes zylinderförmiges sproßbürtiges Wurzelsystem. Eine ähnliche Verteilung der Wurzelmasse weisen Gräser von Steppenrasen über Schwarzerde (*Stipa*-Arten)

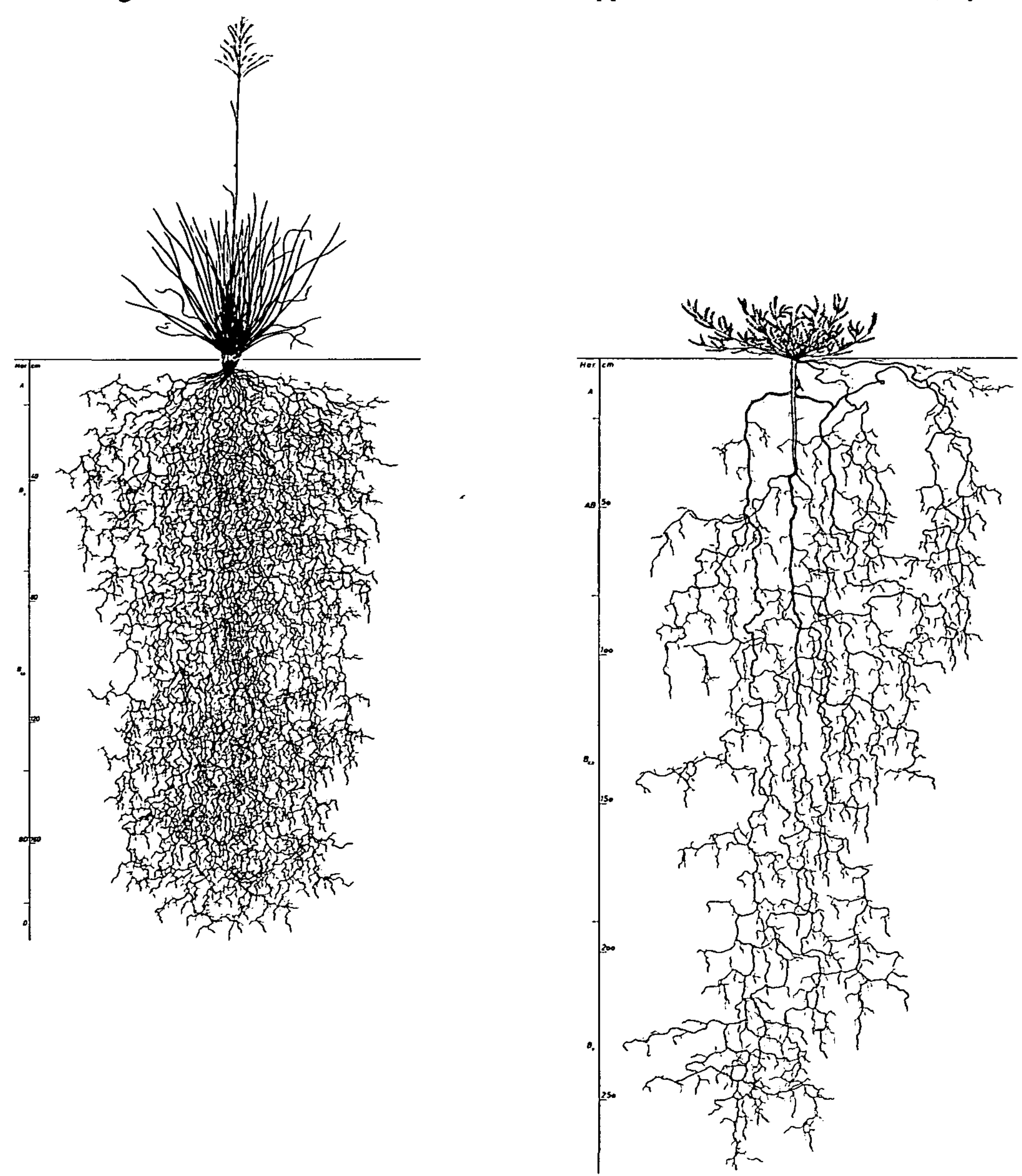


Abb.32: Tiefreichende Durchwurzelung in warmen Lagen fördert die Bildung tiefgründig humoser Böden.
Links: Gemeiner Goldbart *Chrysopogon gryllus*, Sproßwurzelpflanze, Trockenrasen, mediterrane Braunerde, Istrien.
Rechts: Langfahniger Tragant *Astragalus onobrychis*, Polwurzelpflanze, Trockenrasen, Kalkbraunerde, Melk.
Aus KUTSCHERA & LICHTENEGGER (1982, 1992)

oder von Trockenrasen über Mullrendsina (*Koeleria*-Arten) auf (KUTSCHERA & LICHTENEGGER, 1982). Auch Polwurzelpflanzen entwickeln auf warm-trockenen Böden tiefreichende Wurzelsysteme mit annähernd gleichmäßiger Verteilung der Wurzelmasse. Beispiele dafür sind die Wurzelsysteme von *Astragalus onobrychis* (Abb. 32), *Aster linosyris, Cirsium canum, Lepidium crassifolium, Picris echioides, P. hieracioides, Podospermum canum, Salvia nemorosa, Scabiosa canescens, S. ochroleuca, Scorzonera austriaca, S. villosa, Taraxacum serotinum* u.a. aus dem pannonischen und submediterranen Raum (KUTSCHERA & LICHTENEGGER, 1992). Diese tiefreichende Durchwurzelung erhöht nicht nur die Trockenresistenz der Pflanzen. Sie schafft auch tiefgründige Humushorizonte, die besonders für Schwarzerden mit mächtigen Humushorizonten kennzeichnend sind. Die Humusanreicherung nach der Tiefe erhöht die wasserhaltende Kraft dieser Böden. Dies ist mit ein Grund, warum die Schwarzerdeböden trotz der relativ geringen Niederschläge vor allem für den Ackerbau noch so fruchtbar sind.



In den **warm-feuchten Tieflagen** Mitteleuropas (Eichen-Hainbuchenstufe) erreichen die Graswurzeln noch Tiefen bis über 100 cm. Die Wurzelmasse nimmt aber nach der Tiefe wesentlich stärker ab als in warm-trockenen Gebieten. Es entsteht dadurch meist ein kegelförmig nach unten zulaufender Wurzelkörper. Beispiele dafür sind *Arrhenatherum elatius* (Abb. 33), *Festuca arundinacea, F. pratensis, F. rubra, Alopecurus pratensis, Avena pubescens, Briza media, Dactylis glomerata, Lolium perenne, Phleum pratense, Poa trivialis* u.a. (KUTSCHERA & LICHTENEGGER, 1982).

Denselben kegelförmig nach unten auslaufenden Wurzelkörper weisen auch Kräuter auf, die für humide Gebiete kennzeichnend sind, wie *Knautia arvensis* (Abb. 34), *Anthriscus sylvestris, Chaerophyllum aureum, Cardamine pratensis, Geranium pratense, G. phaeum,*

Abb. 33: Glatthafer *Arrhenatherum elatius*, Glatthaferwiese, auf Lockersediment-Braunerde, östl. Klagenfurt, 460 m NN. Hor.: A_1 0-20 cm stark humoser lehmiger Sand, krümelig, locker, steinig, A_2 20-40 cm humoser lehmiger Sand, steinig, AB_v 40-50 cm schwach humoser lehmiger Sand, stärker steinig, B_v 50-70 cm lehmiger Sand, stark steinig, B_v C 70-130 cm schwach lehm. Sand, stark kiesig und schotterig. Max. Wurzeltiefe 130 cm.

Ranunculus acris, Trifolium pratense, T. hybridum u.a. (KUTSCHERA & LICHTENEGGER, 1992). Die deutliche Abnahme der Wurzelmasse nach unten ist auf die raschere Abnahme der Bodenerwärmung zurückzuführen. Da der Niederschlag in humiden Gebieten größer ist als die gesamte Verdunstung (Evapotranspiration), erfolgt nicht nur eine höhere Durchfeuchtung der Böden, sondern auch ein Wasserdurchfluß (descendente Wasserbewegung). Die Folge ist eine raschere Wärmeabnahme nach unten. Die Abnahme der Wurzelmasse verursacht auch eine Abnahme des Humusgehaltes. Die Humushorizonte der Böden humider Gebiete gehen daher bei tiefgründigen Sedimenten meist allmählich in den humusfreien Mineralboden über. In den Schwarzerdeböden sind sie wie die Wurzelkörper am unteren Rand meist deutlich abgesetzt.

Die Bildung von Pflanzenmasse ist aber trotzdem in den warm-humiden Gebieten größer, da bei noch ausreichender Wärme ein höheres Wasserangebot vorliegt. Daher eignen sich diese Gebiete nicht nur für die Ackerwirtschaft, sondern auch für die Grünlandwirtschaft. Dies gilt in Österreich beispielsweise für die sommerwarmen, humiden Tal- und Beckenlagen und für das Alpenvorland.

In den **höheren Berglagen** (Buchen – Tannen-Stufe) nimmt mit weiter rückläufiger Bodenerwärmung nicht nur die Wurzelmasse nach unten stärker ab, sondern auch das Tiefenstreben der Wurzeln.

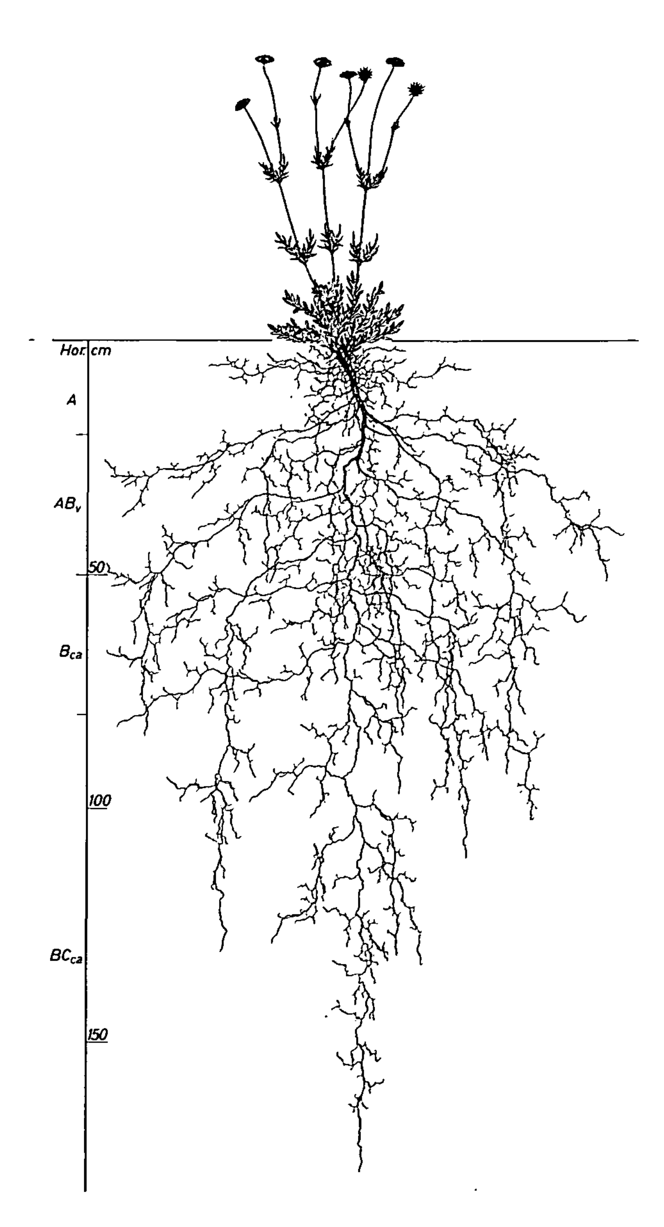


Abb. 34: Wiesen-Witwenblume *Knautia arvensis*, südseitige Wiesensalbei - Glatthaferwiese, auf Kalkbraunerde, nördlich Klagenfurt, 750 m NN. Hor.: A stark humoser Lehm, krümelig, AB_v humoser Lehm, steinig, B_{ca} Lehm, stark steinig, Kalkausblühungen, BC_{ca} Lehm, stark steinig, Kalkausblühungen.

Es entstehen dadurch breit kegelförmig nach unten zulaufende Wurzelkörper wie jene von *Trisetum flavescens* (Abb. 35), *Geranium sylvaticum* (Abb. 36), *Cirsium heterophyllum* (Abb 37), *Chaerophyllum aureum, Centaurea pseudophrygia, Melandrium rubrum, Polygonum bistorta, Trollius europaeus, Viola tricolor* u.a. (KUTSCHERA, 1960, KUTSCHERA & LICHTENEGGER, 1982, 1992).



Abb. 35: Wiesen-Goldhafer *Trisetum flavescens*, auf Braunerde, Raum Heiligenblut, 1510 m NN.

Dementsprechend flach werden die Humushorizonte. Als Folge der Verdichtung der Wurzelmasse nahe Flur nimmt der Humusgehalt in den obersten Bodenschichten zu. (LICHTENEGGER, 1996) Die Bildung von Pflanzenmasse nimmt jedoch insgesamt ab. Der wachstumsbegrenzende Faktor ist bereits die Wärme. Kulturpflanzen, die längere Zeit zur Reifung brauchen, wie zum Beispiel der Körnermais, fallen aus. Getreidebau ist noch möglich, aber wegen des geringeren Ertrages und der erhöhten Verunkrautung weniger wirtschaftlich. Am besten eignen sich diese Lagen für die Grünlandwirtschaft.

In der **subalpinen Stufe** nehmen die Verflachung der Bewurzelung und dementsprechend auch der Humushorizonte weiter zu. Das Wachstum der Wurzeln und Grundachsen beschränkt sich hauptsächlich auf die obersten, noch besser erwärmten Bodenschichten. Anschauliche Beispiele dafür sind die Bewurzelung von *Phleum alpinum, Poa alpina, Sesleria albicans* (Abb. 38), *Anthyllis vulneraria* ssp. *alpestris* (Abb. 39), *Trifolium badium* , *Festuca supina* (Abb. 40), *Geum montanum, Hypochoeris uniflora* (Abb. 41), *Ajuga pyramidalis, Crepis aurea, Homogyne alpina, Gentiana acaulis, Polygonum viviparum, Potentilla aurea* u.a. (KUTSCHERA & LICHTENEGGER, 1982, 1992). Auch kräftige, verlängerte Polwurzeln von Pflanzen tiefer Lagen wachsen nicht in die Tiefe, sondern biegen bereits in den oberen Bodenschichten um und verlaufen seitwärts wie bei *Carlina acaulis* und *Taraxacum officinale* (Abb. 42). Das Tiefenstreben der Wurzeln bringt für die Wasserversorgung keinen Vorteil mehr.

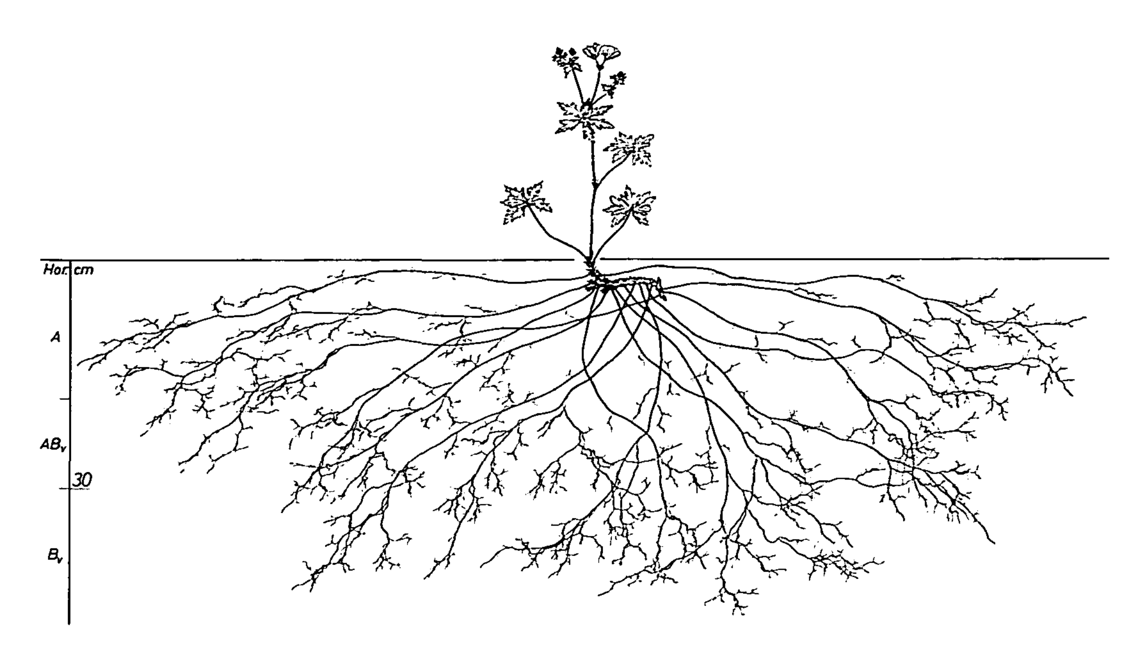


Abb. 36: Wald-Storchschnabel *Geranium sylvaticum*, südseitiger Borstgrasrasen,auf Braunerde, Falkert, Kärnten, 1850 m NN, Hor.: A stark feinmoderig humoser sandiger Lehm, locker, AB_v schwach humoser sandiger Lehm, leicht steinig, locker, B_v sandiger Lehm, locker, steinig. Die dick-fleischigen Wurzeln breiten sich weit in den oberen Bodenschichten aus.

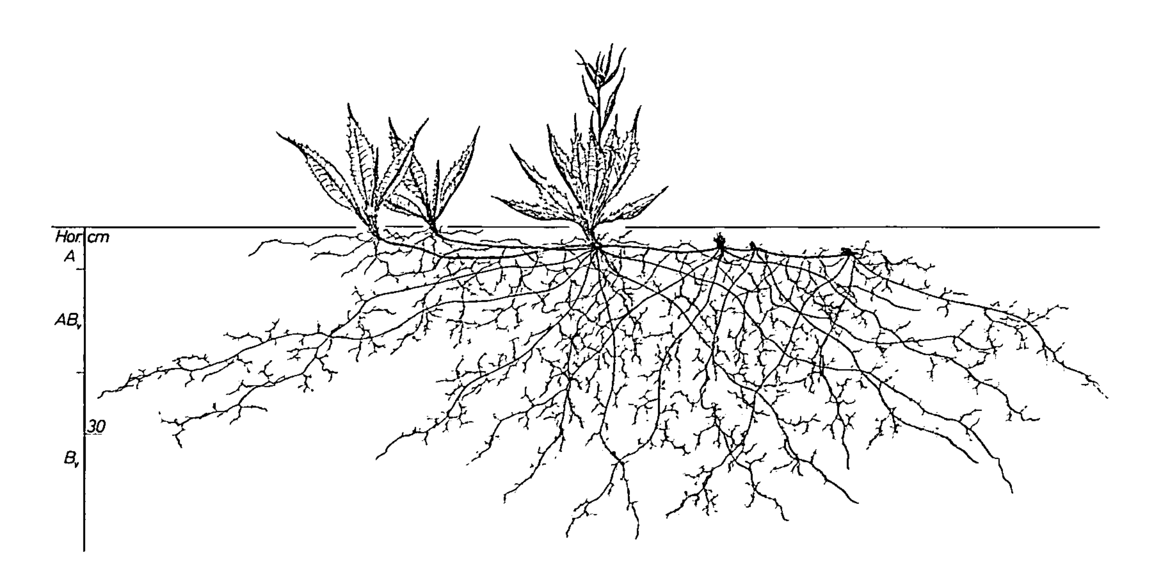


Abb. 37: Verschiedenblättrige Kratzdistel *Cirsium heterophyllum*, gleicher Wuchsort wie bei Abb. 36. Die dick-fleischigen Wurzeln entspringen an den Abzweigungsstellen der aufstrebenden Triebe. In dem kühlen Boden breiten sie sich nur in den oberen Bodenschichten aus. In tieferen, wärmeren Lagen ist der Wurzeltiefgang wesentlich größer (KUTSCHERA & LICHTENEGGER, 1992).

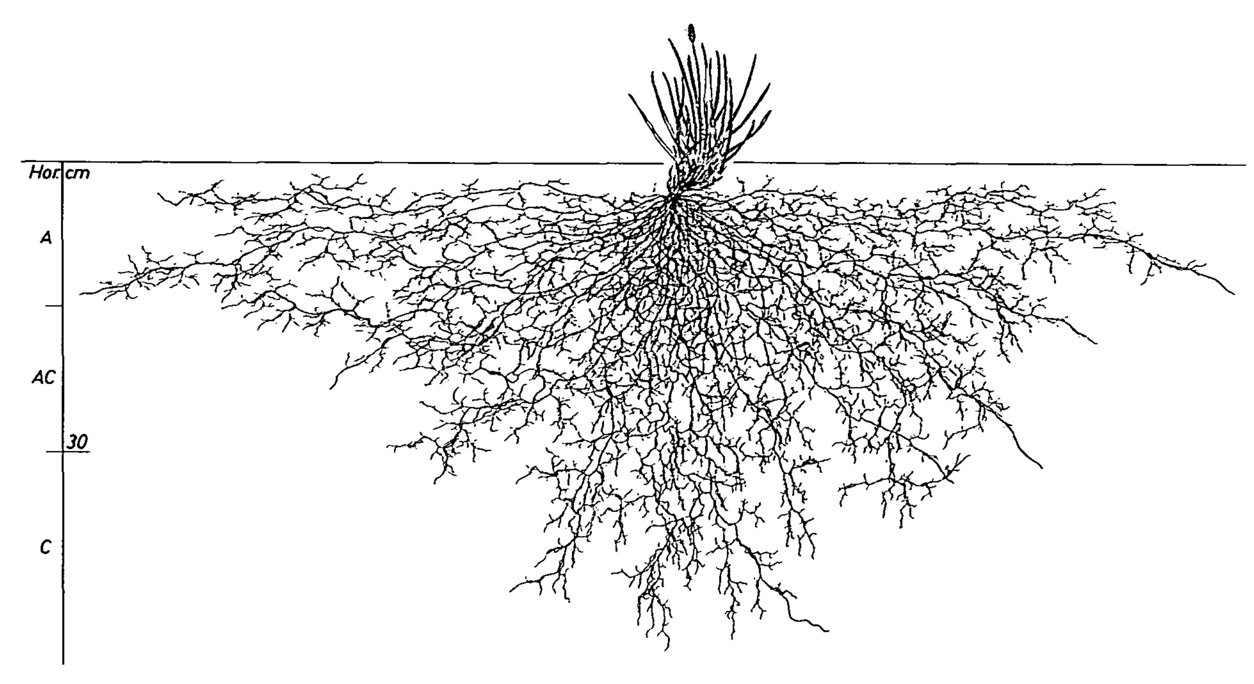


Abb. 38: Kahles Blaugras *Sesleria albicans*, südseitiger Blaugrasrasen, auf Rendsina, Villacher Alpe, 1870 m NN, Hor.: A Feinmoder mit Kalkgrus, AC feinmoderiger Kalkgrus und -schutt, C Kalkgrus und -schutt.

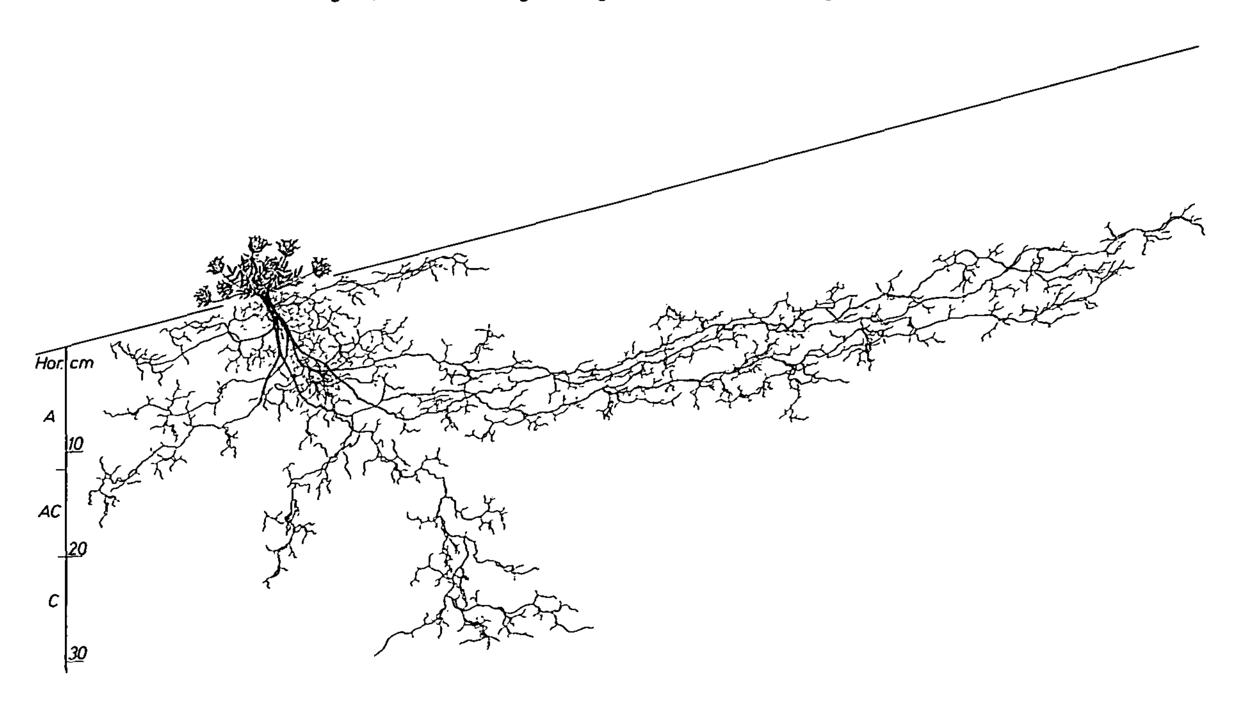


Abb. 39: Alpen-Wundklee *Anthyllis vulneraria* ssp. *alpestre*, südseitiger Blaugrasrasen, auf Rendsina, Villacher Alpe, 1870 m NN, Hor.: A Feinmoderreicher Kalkschutt, AC schwach feinmoderiger Kalkschutt, C Kalkschutt.

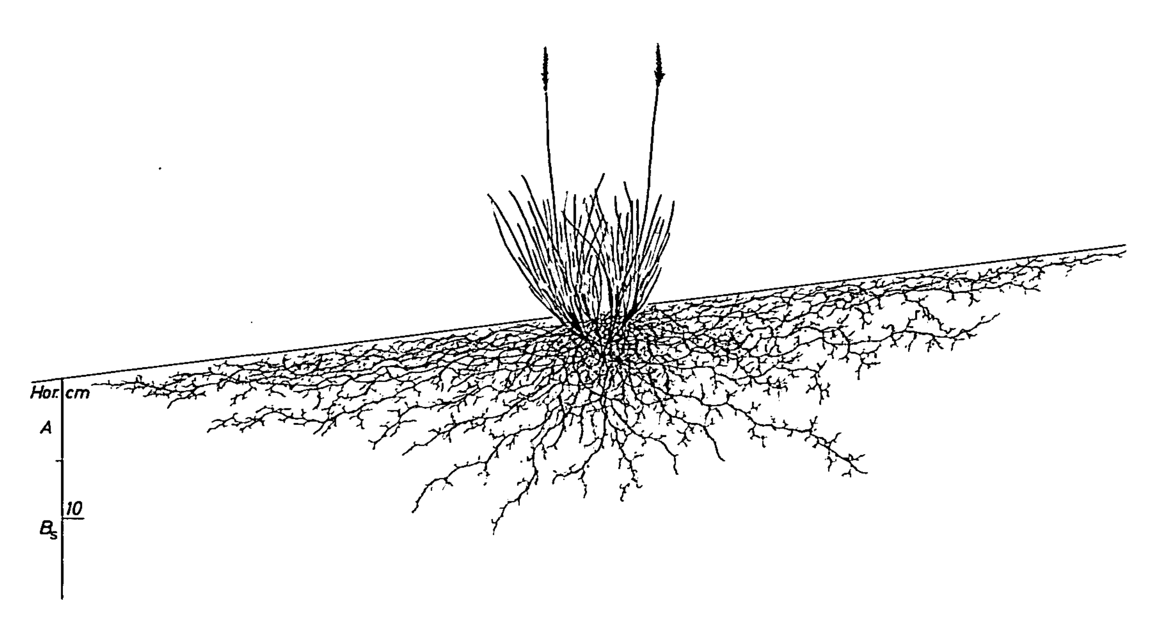


Abb. 40: Kurz-Schwingel *Festuca supina,* westseitiges Nardetum auf podsoliger Braunerde, Gerlitze, 1880 m NN, Hor.: A moderhumusreicher sandiger Lehm mit blanken Quarzkörnern, B_s sandiger Lehm, intensiv braun, steinig.

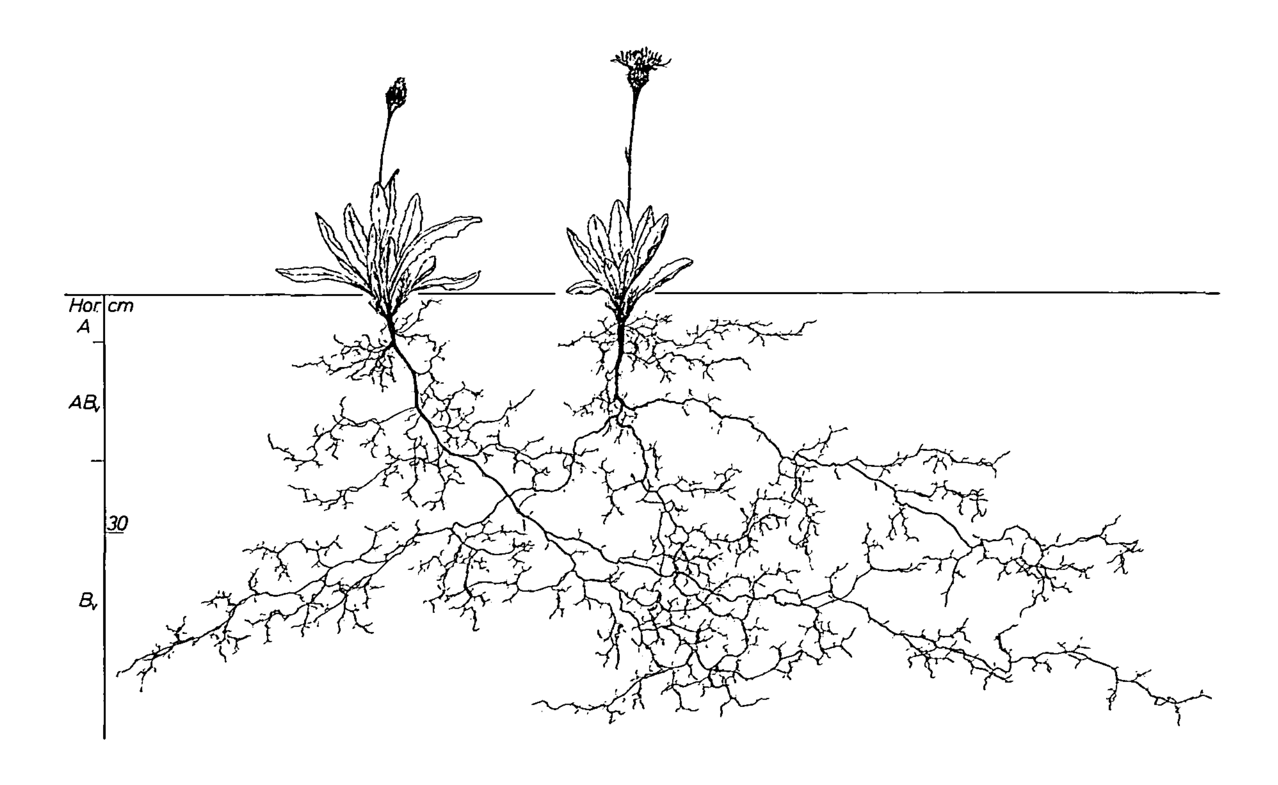


Abb. 41: Einkopf-Ferkelkraut *Hypochoeris uniflora,* südseitiger Borstgrasrasen, auf Braunerde, Falkert, Kärnten, 1750 m NN, Hor.: A feinmoderreicher sandiger Lehm, AB_v schwach humoser sandiger Lehm, schwach steinig, B_v sandiger Lehm, steinig. Auf dem kühlen Standort (Zirbengebiet) ist das Tiefenstreben der Wurzeln gering. Selbst vorwüchsige Polwurzeln wie bei der links dargestellten Pflanze biegen bald seitwärts um, obwohl die Bodenstruktur eine tiefere Durchwurzelung zulassen würde.

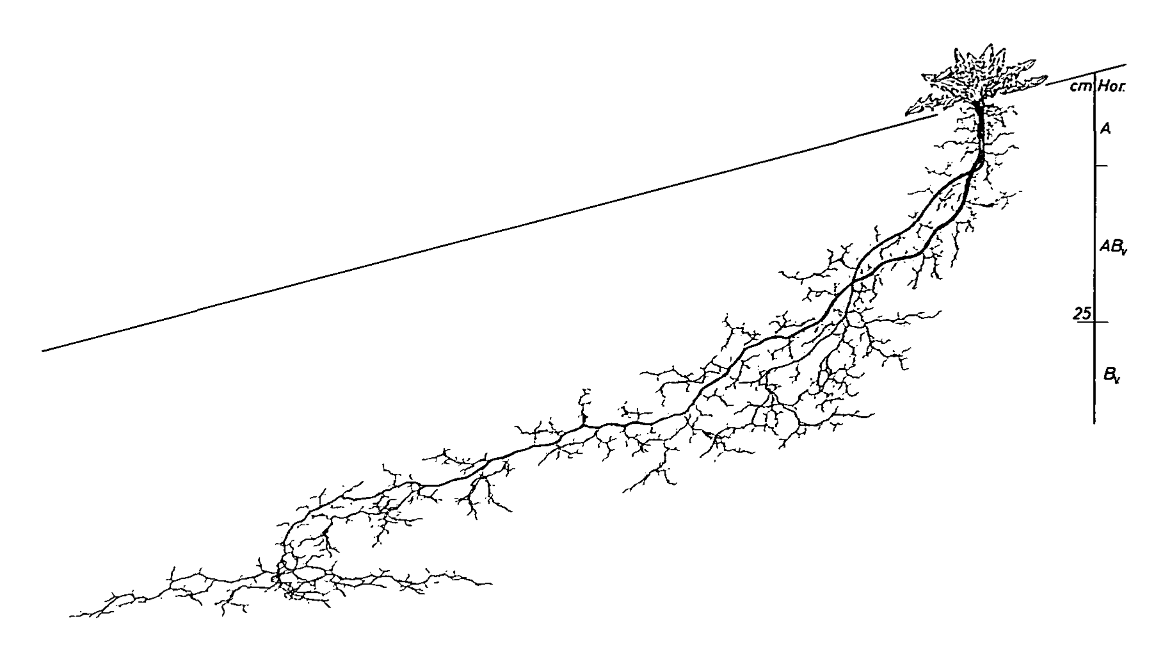


Abb. 42: Gewöhnlicher Löwenzahn *Taraxacum officinale,* in einem nordseitigen Borstgrasrasen auf Braunerde, Gerlitze bei Villach, 1850 m NN. Die Polwurzel biegt selbst auf dem leicht zu durchwurzelnden Boden seitwärts um und erreicht nur eine max. Tiefe von 35 cm. Im Raum von Klagenfurt wächst die Polwurzel auf Braunerde senkrecht abwärts und erreicht dabei eine max. Tiefe von 240 cm.

Bei der geringen Verdunstung reicht das im Oberboden gespeicherte Wasser für die eingeschränkte Massenproduktion aus. Es ist daher nicht richtig, in dieser Höhenlage noch von Trockenheit zu sprechen. Die Mineralisierung der organischen Substanz ist bereits infolge der geringen Bodenerwärmung stark gehemmt. Es erfolgt deshalb eine Humusanreicherung in den obersten Bodenschichten und in Verbindung damit eine zunehmende Versauerung des Bodens (LICHTENEGGER, 1996). Die Bildung von Pflanzenmasse ist bereits so gering, daß sich eine ganzjährige Bewirtschaftung nicht mehr lohnt. Die Grünlandbestände werden nur noch als Almen genutzt.

In der **alpinen Stufe** bilden die Pflanzen ihre Grundachsen und Wurzeln noch mehr in den oberen Bodenschichten aus. Beispiele dafür sind *Elyna myosuroides, Avena versicolor, Carex curvula* (Abb. 43), *C. firma, Agrostis rupestris, Festuca pseudodura* (Abb. 44), *Oreochloa distica, Ligusticum mutellina* (Abb. 45), *Primula glutinosa* (Abb. 46), *P. minima* (KUTSCHERA & LICHTENEGGER, 1982, 1992). Die Folge ist eine starke Verfilzung der Narbe. Sie verleiht den windgefegten Rasen eine besonders hohe Widerstandsfähigkeit gegen Abtragung.

In der **subnivalen Stufe** verlaufen die Grundachsen und der Großteil der Wurzeln bereits in Flurnähe wie beispielsweise bei den meisten Kriechweiden, den Steinbrech-Arten und anderen Polsterpflanzen (Abb. 47). Dementsprechend gering ist die Bestandesdichte und der Erosionsschutz durch die Pflanzendecke. Infolge der geringen Wuchsleistung dieser Standorte entstehen meist nur noch sehr seichte Humushorizonte, die aber einen hohen Humusgehalt aufweisen können. Häufig befindet sich die Bildung von Humushorizonten noch im Initialstadium.

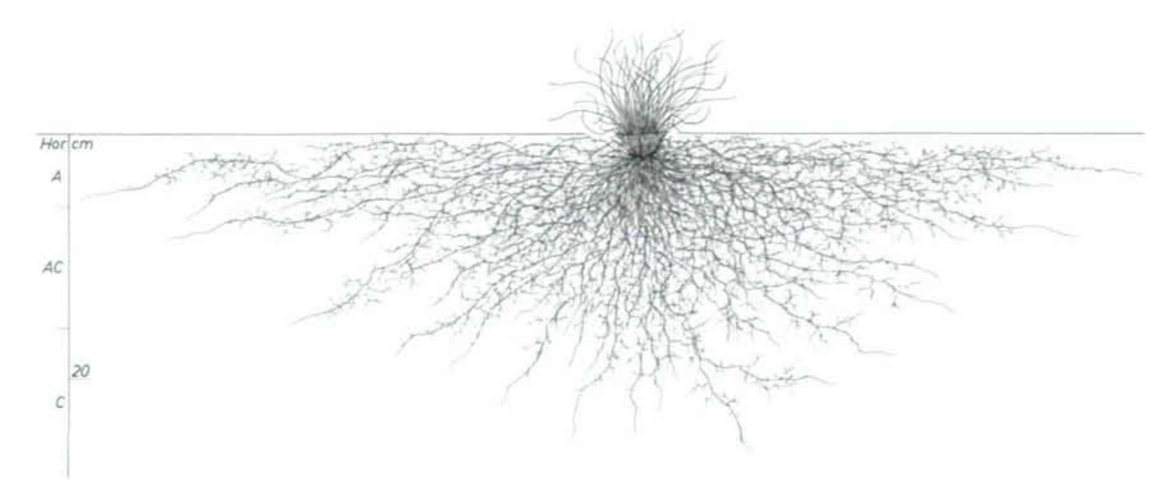


Abb. 43: Krumm-Segge *Carex curvula*, Gipfelflur mit Krumm-Seggenrasen, Ranker, Nockberge, 2100 m NN, Hor.: A feinmoderreicher sandiger Lehm mit plattigem Feinschutt, AC schwach feinmoderiger sandiger Lehm in plattigem Fein- und Grobschutt, C plattiger Grobschutt aus Phyllit. Die Bewurzelung der stark bestockten Pflanze ist sehr intensiv. Der Faserwurzelbesatz ist sehr hoch. Die Hauptwurzelmasse beschränkt sich auf den humosen Boden. Der Wurzeltiefgang ist bei der dargestellten Pflanze auf dem kalten, windgefegten Grat wesentlich geringer als bei jener Pflanze, die auf einem südseitigen, weniger windigen Oberhang im Glocknergebiet freigelegt wurde (Kutschera & Lichtenegger, 1982).



Abb. 44: Harter Felsen-Schwingel *Festuca pseudodura*, Wuchsort wie bei Abb. 43. Extrem dichte, flachstreichende Bewurzelung, Hauptwurzelmasse auf die oberste, humusreiche Bodenschicht beschränkt. Foto: Lichtenegger



Abb. 45: Alpen-Mutterwurz *Ligusticum mutellina*, südseitiger Krummseggenrasen, schwach entwickelte, seichte Braunerde, Glocknergebiet, 2110 m NN. Die Polwurzel verläuft trotz des leicht zu durchwurzelnden Bodens hangaufwärts.
Foto: Lichtenegger

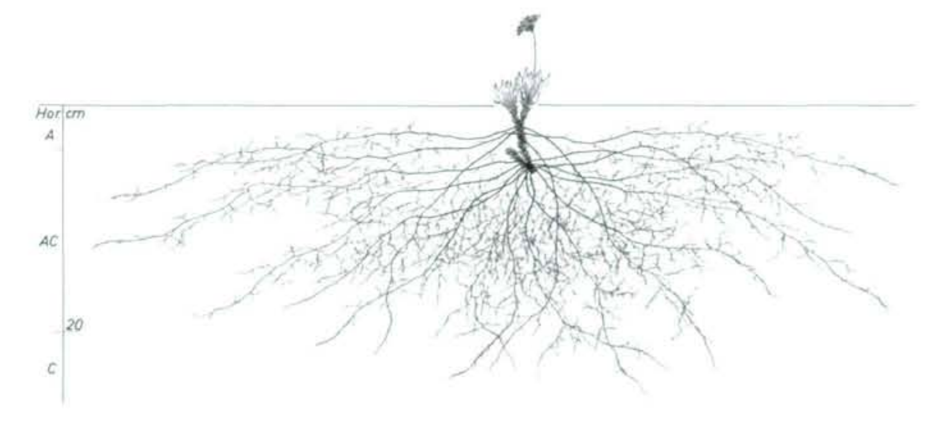


Abb. 46: Klebrige Primel *Primula glutinosa*, nordseitiger Krummseggenrasen, Ranker, Nockberge, 2250 m NN, Hor.: A feinmoderreicher sandiger Lehm mit plattigem Feinschutt, AC schwach feinmoderreicher sandiger Lehm mit plattigem Schutt, C sandiger Lehm in plattigem Schutt. An den Verzweigungsstellen des aufstrebenden Rhizoms treten die dickfleischigen, reich feinverzweigten Wurzeln büschelförmig gehäuft auf.

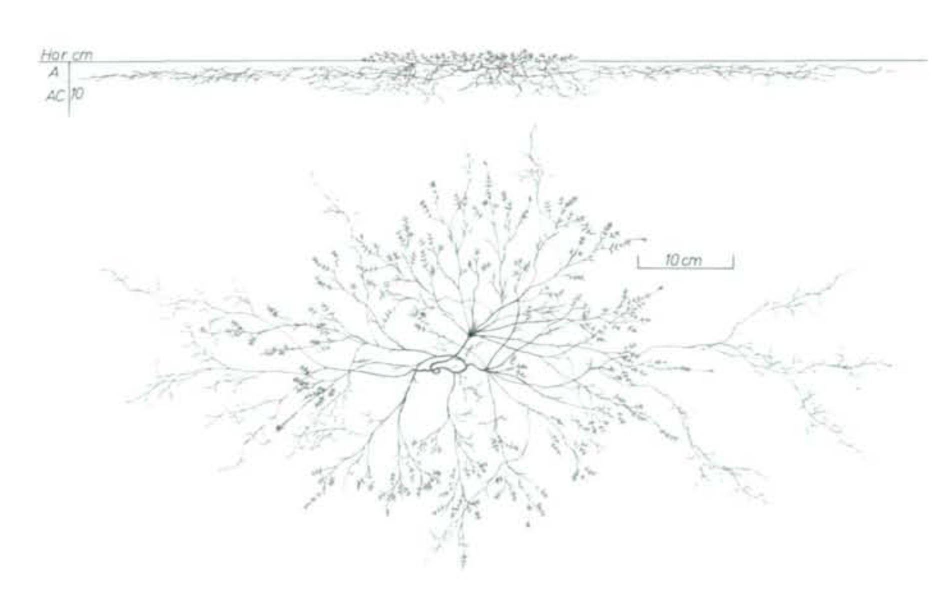


Abb. 47: Einblüten-Hornkraut *Cerastium uniflorum*, Schuttflur auf alpinem Ranker mit seichtem Humushorizont, Glocknergebiet, 2500 m NN. Die Grundachsen und Wurzeln verlaufen vorwiegend in den obersten, humusreichen Bodenschichten.

5.1.2.2. Bewurzelung von Holzgewächsen in verschiedenen Höhenlagen

In **warmen Tieflagen** (mittlere Jahrestemperatur mindestens 7°) kennzeichnet die Eiche in Europa die sommerwarmen Laubwälder. Im illyrischen Raum dominiert auf trockenen Standorten die Flaum-Eiche *Quercus pubescens* mit den begleitenden Arten Blumen-Esche *Fraxinus ornus* und Hopfen-Buche *Ostrya carpinifolia*. Den mitteleuropäischen Raum beherrscht die Stiel-Eiche *Quercus robur* mit den begleitenden Arten Hain-Buche *Carpinus betulus*, Schlehdorn *Prunus spinosa*, Roter Hartriegel *Cornus sanguinea* u. a. Auf mageren, trockenen Böden wird sie von der Rot-Föhre *Pinus sylvestris* verdrängt.

Die **Stiel-Eiche** *Quercus robur* (Abb. 48) ist in den warmen Tieflagen Europas weit verbreitet. Sie gilt daher auf stauwasserfreien Böden als Kennart der europäischen Sommerwälder und Sommergebüsche (Querco-Fagetea). Am häufigsten ist sie in den Stiel-Eichen – Hainbuchenwäldern (Carpinion betuli) zu finden. In den sommerkühleren Gebieten bevorzugt sie mäßig trockene Böden in südseitiger Lage. In sommerwarmen Gebieten gedeiht sie außerhalb des Grundwassereinflusses am besten in Hangmulden oder an Unterhängen mit kolluvial angereicherten Böden. In ebenen Lagen ist sie auf stärker wasserdurchlässigen Böden auf Grundfeuchtigkeit im Wurzelraum angewiesen. In den sommerwarmen Stromtälern tritt sie deshalb besonders häufig im trockenen Auwaldbereich auf. Sie erträgt auch höhere Wechselfeuchte und wächst deshalb ebenso auf Pseudogleyböden, die zeitweise stärker oberbodentrocken sein können. Den meist unausgeglichenen Wasserhaushalt der Böden, auf denen sie wächst, erträgt sie durch die Bildung einer oberen, flachstreichenden und einer in größerer Tiefe seitwärts ausgebreiteten Wurzelgruppe. Die oberen, flachstreichenden Wurzeln gewähren eine ausgiebige Wasserversorgung in Zeiten höherer Oberbodenfeuchte.

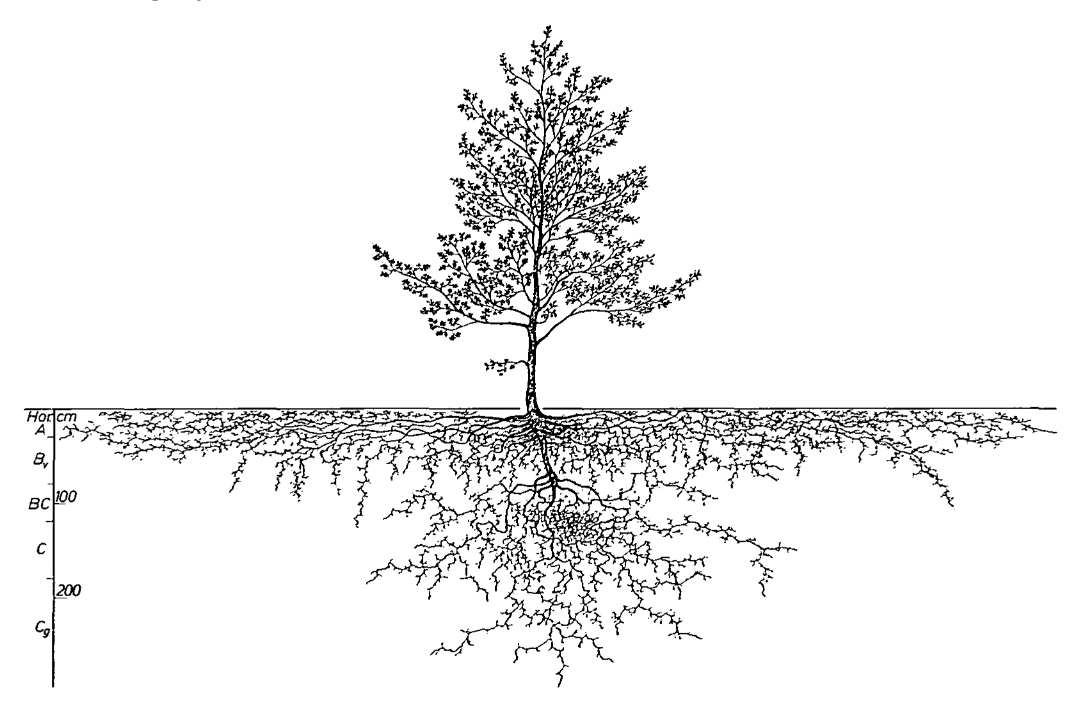


Abb. 48: Stiel-Eiche *Quercus robur*, auf grundfeuchter Braunerde über Terrassenschotter, Raum Villach, ca. 500 m NN. Hor.: A humoser, sandiger Lehm, steinig, B_v lehmiger Sand, steinig, BC lehmiger Sand, stark kiesig und schotterig, C Sand und Schotter, C_g schotterreicher Sand, grundfeucht.

Die in größeren Tiefen ausgebreiteten Wurzeln sichern ihr eine ausreichende Wasserversorgung aus den grundfeuchten Schichten in Zeiten größerer Oberbodentrockenheit. Bei höherer Oberbodentrockenheit zweigen von den oberen, flachstreichenden Wurzeln Seitenwurzeln ab, die aufwärts wachsen und sich knapp unter Flur netzförmig in viele Seitenwurzeln höherer Ordnung verzweigen (Abb. 49). Kennzeichnend für die Wurzelsysteme wechselfeuchter Böden ist die geringe Verzweigung der Polwurzel in den mitteltiefen Bodenschichten. Dieser Wurzeltyp wurde in Beziehung zum Standort bereits von KUTSCHERA (1960) ausführlich beschrieben.

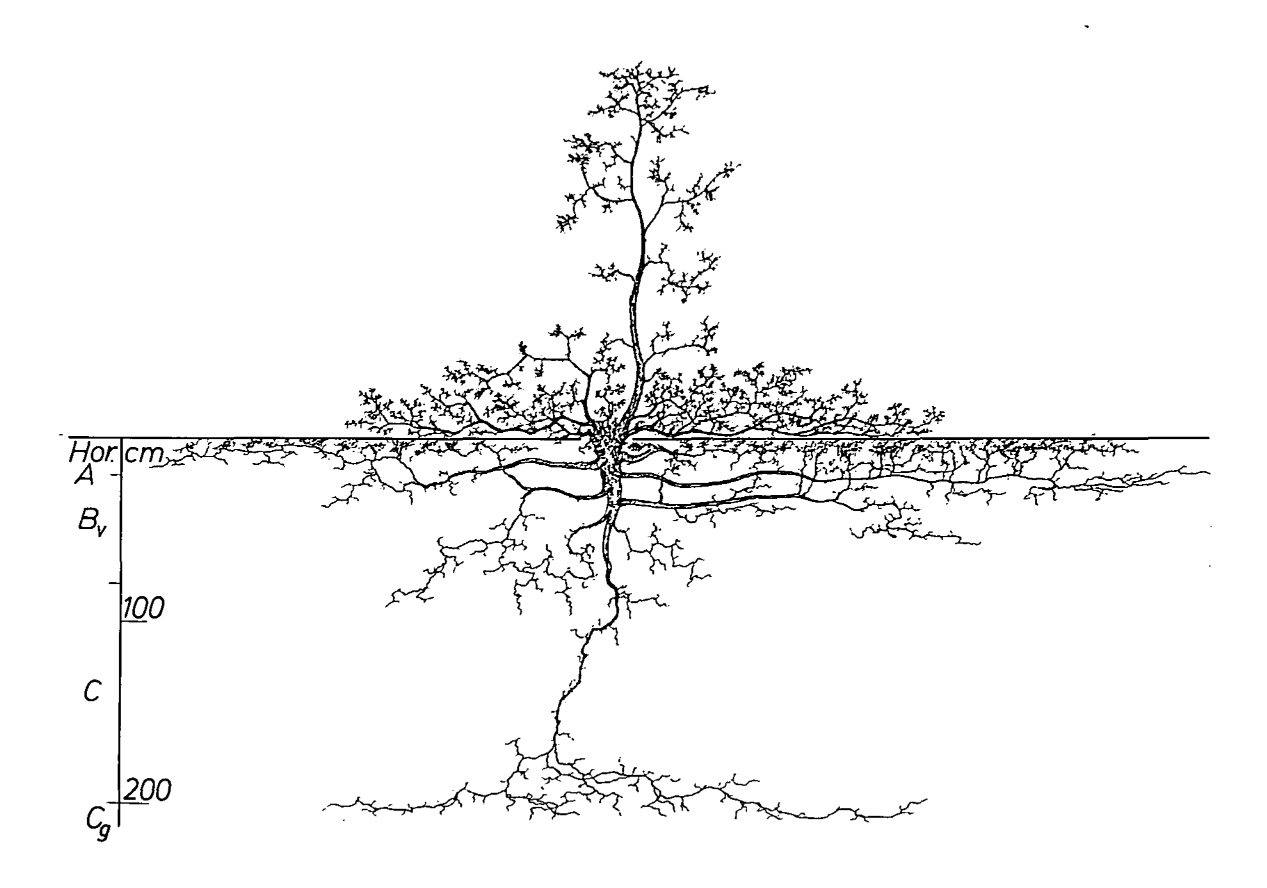


Abb. 49: Stiel-Eiche *Quercus robur*, auf stärker oberbodentrockener, grundfeuchter Braunerde über Terrassenschotter in sanfter Kuppenlage, Raum Villach, 510 m NN. Hor.: A humoser lehmiger Sand, B_v lehmiger Sand, mit zunehmender Tiefe schotterreicher, C_g schotterreicher Sand, grundfeucht.

Die **Hainbuche** *Carpinus betulus* (Abb. 50) kennzeichnet zusammen mit der Stiel-Eiche die sommerwarmen Eichen-Hainbuchenwälder des mitteleuropäischen Raumes. Sie gilt deshalb als Kennart des Carpinion. Im Gegensatz zur Stiel-Eiche wächst sie, oft sogar bestandbildend, auf sehr steinigen Böden, wenn zwischen den Felsspalten oder dem Blockschutt ausreichend Feinerde vorhanden ist. Dank ihrer Fähigkeit zur Bildung von Stockausschlägen entwickelt sie eine wesentlich anpassungsfähigere Bewurzelung, die ihr das Aufkommen auf felsigen Standorten ermöglicht. Die jüngeren Stockausschläge sind dünn und nicht sproßbürtig bewurzelt. Endwärts verdicken sie sich sehr stark. Von dieser Verdickung gehen weitere kriechende

Grundachsen aus. Sie wachsen aufwärts und bilden im älteren Zustand Laubtriebe. Außerdem bildet die Verdickung meist eine kräftige sproßbürtige Wurzel, die weit seitwärts verläuft und weitere Wurzelstränge entwickelt. Diese verzweigen sich in ein dichtes Gewirr von Faserwurzeln. Die älteren Stockausschläge sind bereits stark sproßbürtig bewurzelt (Abb. 51, rechts). Dank der vielen Stockausschläge kann die Art in größeren, zusammenhängenden Gruppen auftreten. An den älteren Exemplaren ist die Polwurzel nicht mehr mit Sicherheit festzustellen. Diese ist nur bei Jungpflanzen deutlich ausgebildet und vorwüchsig (Abb. 51, links).

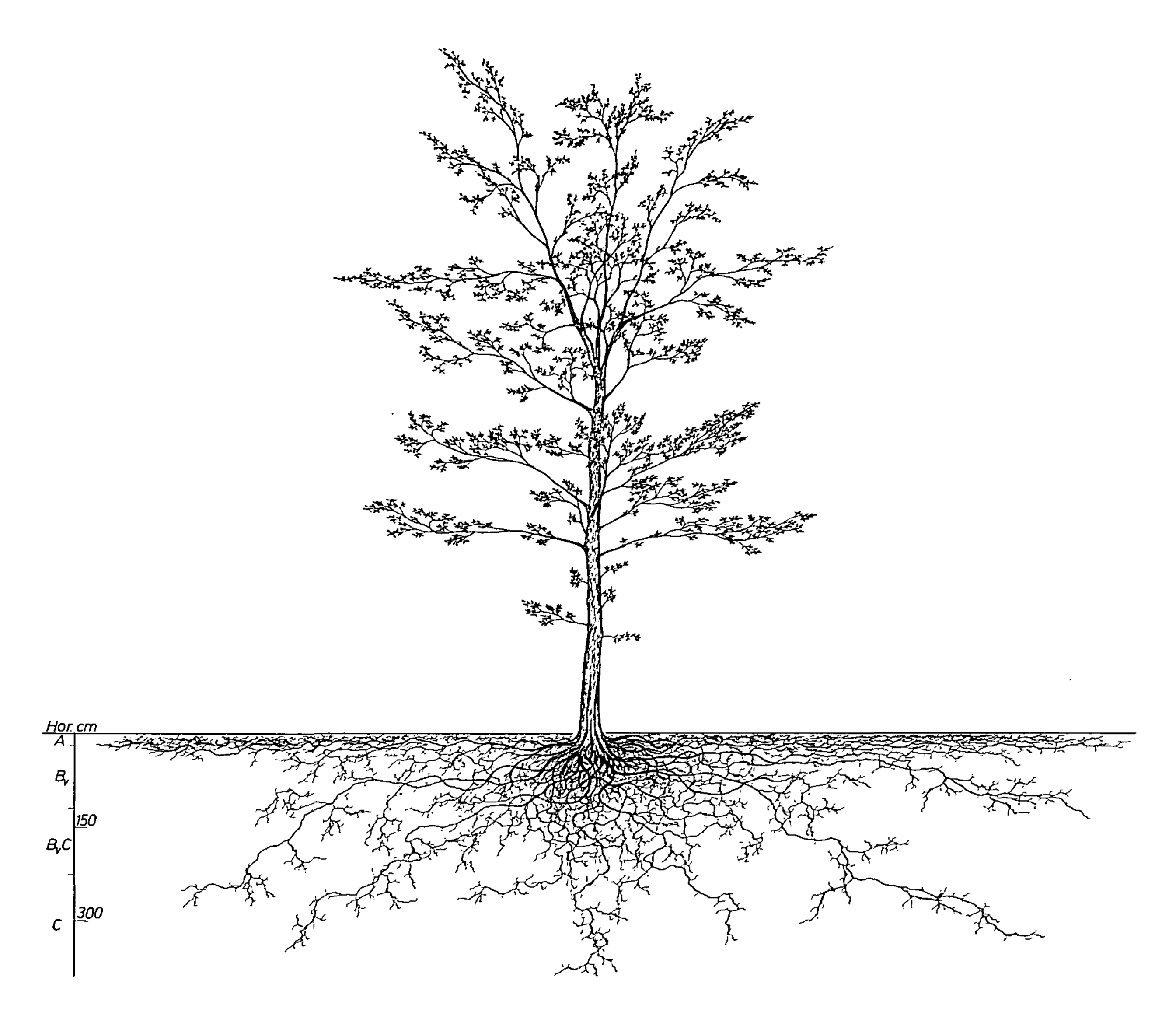


Abb. 50: Hainbuche *Carpinus betulus*, in einem südseitigen Eichen – Hainbuchenwald, auf Braunerde, westlich Klagenfurt, 490 m NN. Einzeln stehendes Exemplar ohne Stockausschläge. Dicke Wurzeln frühzeitig fächerförmig verzweigt. Ein Teil der Wurzeln knapp unter Flur verlaufend und in der moderreichen obersten Bodenschicht sehr reich feinverzweigt. Ein Teil der dickeren Wurzelstränge schräg abwärts wachsend und bis zu den grundfeuchten Schichten vordringend. Im Bereich der stammnahen, dickeren Wurzelstränge Bildung vieler, stark verzweigter, dünnerer Wurzeln. Hor.: A moderhumusreicher schluffiger Lehm, B_v schluffiger Lehm, durchsteint, B_v C schluffiger Lehm, stark mit Schotter durchmischt. C Grob- und Feinschotter in Feinsediment, grundfeucht.

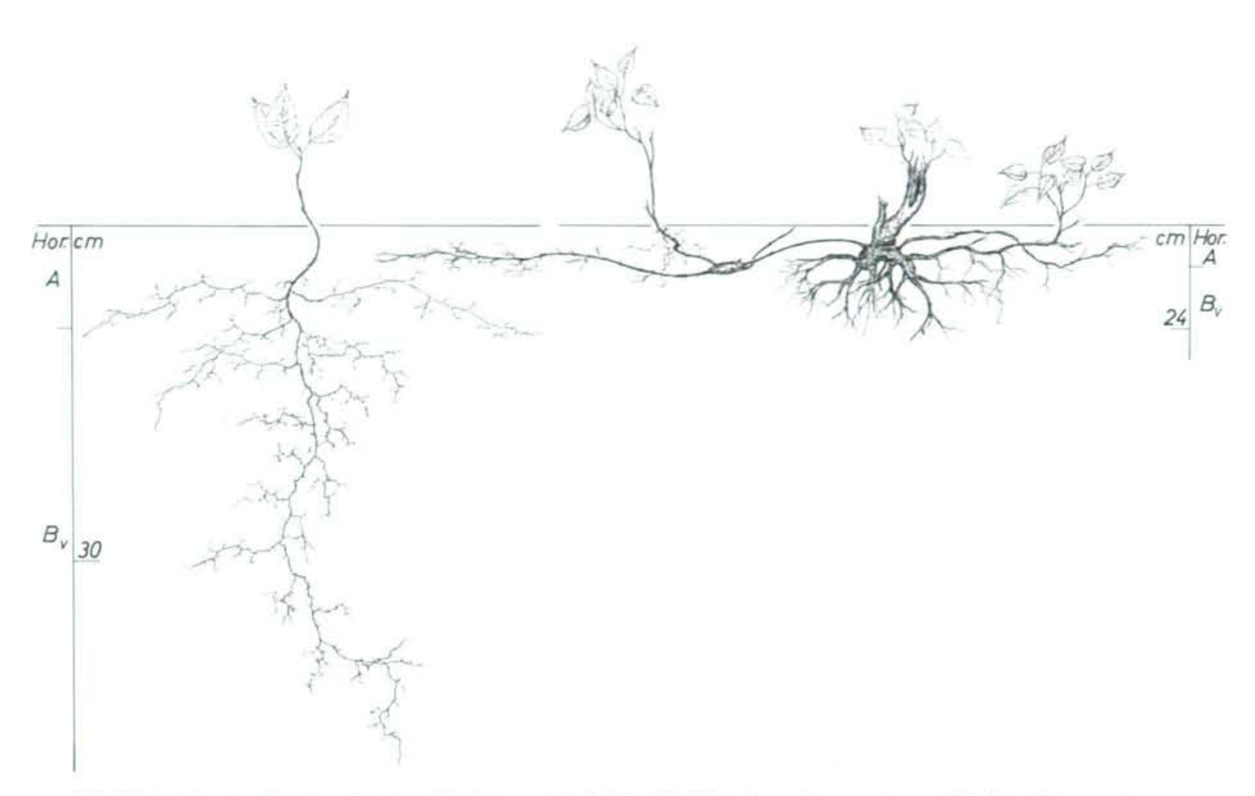


Abb. 51: Hainbuche *Carpinus betulus*, Wuchsort wie bei Abb. 50. **Links:** Jungpflanze mit vorwüchsiger Polwurzel. **Rechts:** Alte Pflanze mit Stockausschlägen.

Der baumförmig wachsende **Gewöhnliche Wacholder** *Juniperus communis* ssp. *communis* kann nach Zerstörung der Sommerwälder tieferer Lagen auf oft degradierten Böden im Zuge der Vegetationsentwicklung in Richtung Wiederbewaldung in extensiven Hutweiden aufkommen. Da er Stockausschläge bildet, ist er im älteren Zustand neben der Polwurzel mit ihren



Abb. 52: Baumförmiger Gewöhnlicher Wacholder *Juniperus communis* ssp. *communis*, in einer bodensauren Silbergras- Sandflur, Südungarn. Foto: Lichtenegger

Verzweigungen auch sproßbürtig bewurzelt. Es handelt sich daher meist um eine Polwurzel-Sproßwurzelpflanze. Der Tiefgang ihrer Wurzeln ist weitgehend von der Höhe der Bodenerwärmung abhängig.

In Südungarn, im Raum von Barcs, bildet ein älterer, bestockter, baumförmiger Wacholder mehrere kräftige Sproßwurzeln. Sie verlaufen in den oberen, schwach humosen Sandschichten weit seitwärts. Ihre längeren Verzweigungen wachsen abwärts. Wenn sie die grundfeuchten Schichten erreichen, biegen sie seitwärts um. Die Polwurzel ist noch vorhanden. Sie wird aber bald so dünn, daß sie sich von den übrigen abwärts wachsenden Wurzeln nicht mehr abhebt. Die Feinverzweigung der hell- bis dunkelbraunen Wurzeln ist mäßig hoch. Der breite, annähernd zylinderförmige Wurzelkörper ist ein Ausdruck tiefreichender Bodenerwärmung (Abb. 53). Bei jungen Pflanzen ist die Polwurzel noch als deutlich vorwüchsiger, dickerer Strang sichtbar (Abb. 54).

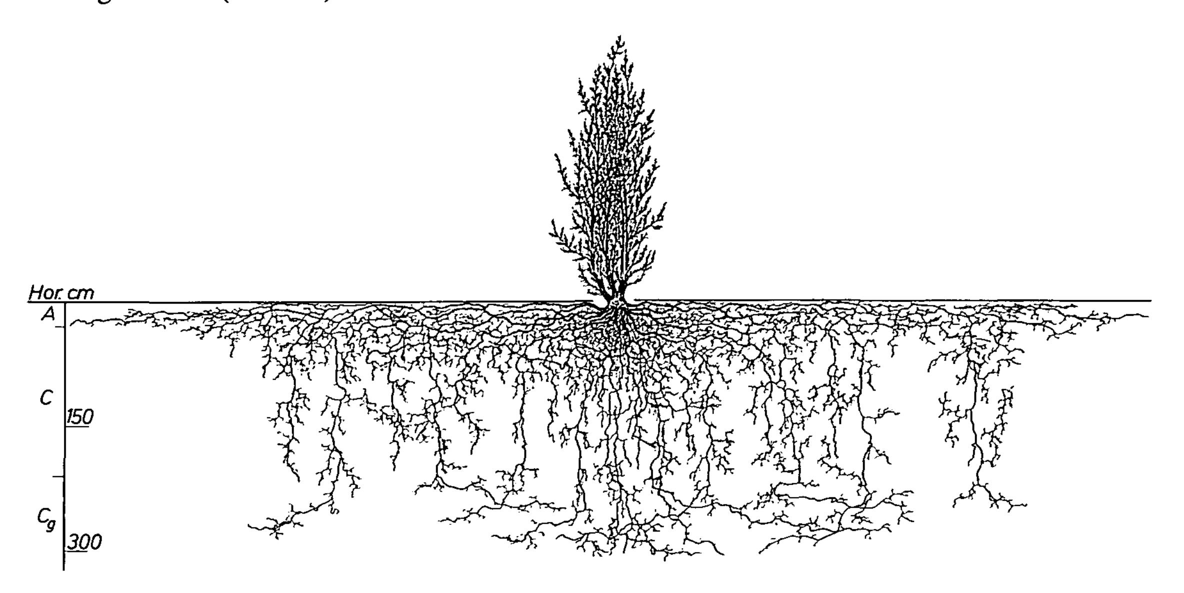


Abb. 53: Gewöhnlicher Wacholder *Juniperus communis* ssp. *communis*, in einer Silbergras-reichen Sandflur, Südungarn. Hor.: A feinmoderiger Sand, pH 4,3, C Grobsand und Feinsand, C_g Sand, rostfleckig, ab 220 cm Tiefe schwach grundfeucht.

In dem ebenfalls sommerwarmen, aber viel winterkälteren Raum von Lienz (Osttirol) erreicht der Wacholder auf einem flach auslaufenden Dolomit-Schuttfächer eine viel geringere Wurzeltiefe. Die Polwurzel verzweigt sich in einer Tiefe von ca. 60 cm in einige kräftige Seitenwurzeln. Diese breiten sich mit der Polwurzel, die sich umbiegt, in dem alten, überschütteten Humushorizont weit seitwärts aus. In den darunter liegenden, schwach grundfeuchten feinsandigen Grus und Schutt dringen die Wurzeln kaum noch ein. An dem basalen Stammteil und an dem im Humushorizont verlaufenden Teil des untersten Astes entspringen Sproßwurzeln, die aber kurz bleiben (Abb. 55).

Auf dem gleichen Schuttfächer, auf dem die Pflanze von Abb. 55 wuchs, wurde der alte baumförmige Wacholder am Rand des Forstweges stark überlagert. Die Polwurzel verzweigt sich ebenfalls im überschütteten alten Humushorizont in kräftige Seitenwurzeln, die sich mit der Polwurzel seitwärts ausbreiten. Der überschüttete Stamm verzweigt sich am Grunde in einen

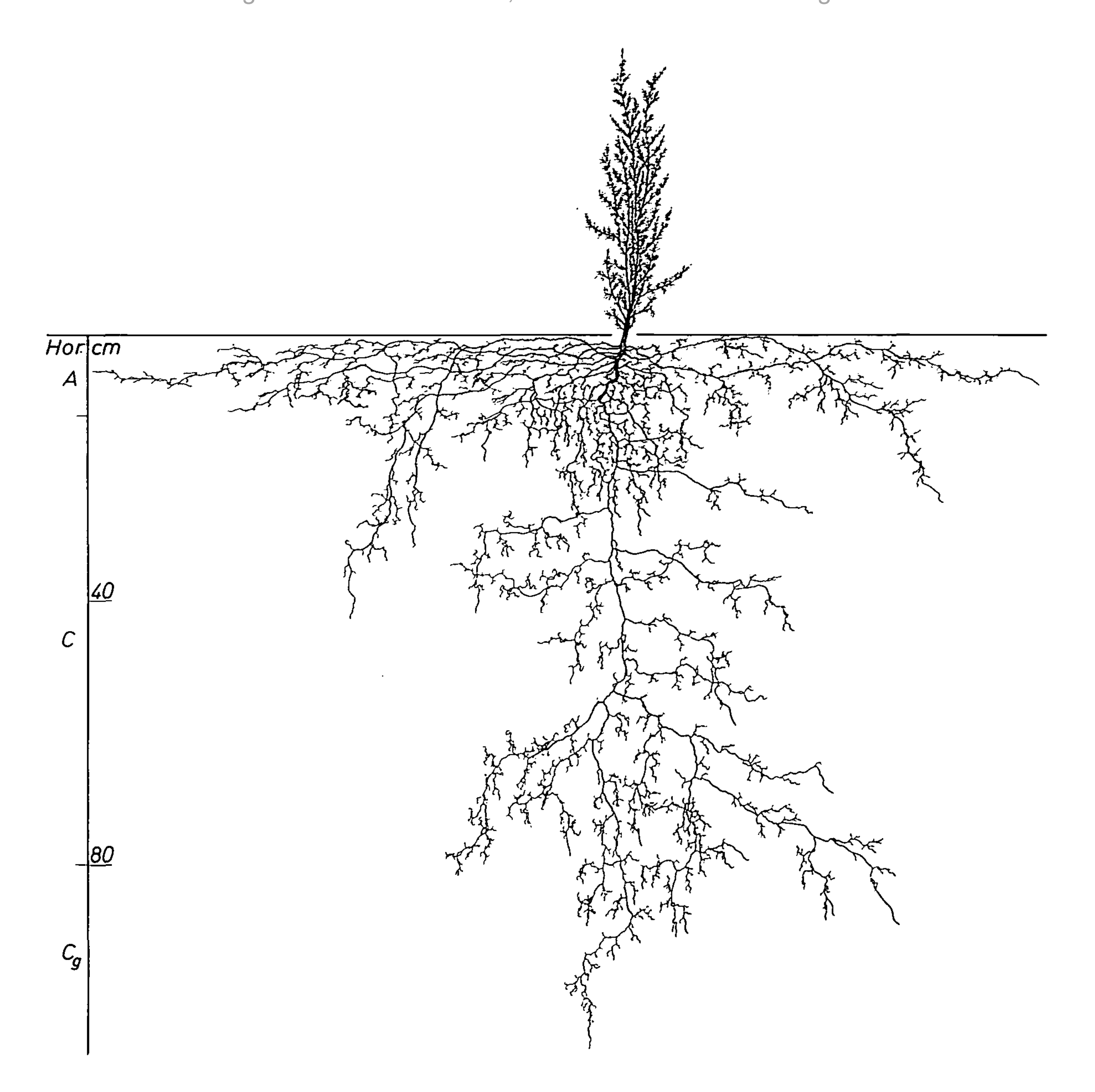


Abb. 54: Gewöhnlicher Wacholder *Juniperus communis* ssp. *communis*, Jungpflanze mit deutlich vorwüchsiger Polwurzel, noch keine Sproßwurzeln vorhanden, Ort und Boden wie bei Abb. 52.

nach oben wachsenden Seitenast, der nach Absterben wieder einen aufrecht wachsenden Seitenast bildet. Vom unterirdischen Stammteil gehen sproßbürtige Wurzeln aus (Abb. 56).

In der Schwäbischen Alp bildet ein alter baumförmiger Wacholder in einem Trespen-Halbtrockenrasen (Ersatzges. eines Eichen-Hainbuchenwaldes) auf einem warmen, windgeschützten Südhang ein räumlich zweiteiliges Wurzelsystem aus. Die Polwurzel dringt mit ihren Seitenwurzeln und einigen Sproßwurzeln in den Jura-Kalkschutt ein, der in Braunlehm eingepackt ist, bis sie die grundfeuchten Schichten erreicht. Die meisten kräftigen sproßbürtigen Wurzeln breiten sich knapp unter Flur weit seitwärts aus. Die Hauptwurzelmasse bleibt auf die oberen Bodenschichten beschränkt. Das rel. große Tiefenstreben einiger Wurzeln wird durch die wärmebegünstigte Südlage gefördert (Abb. 57).

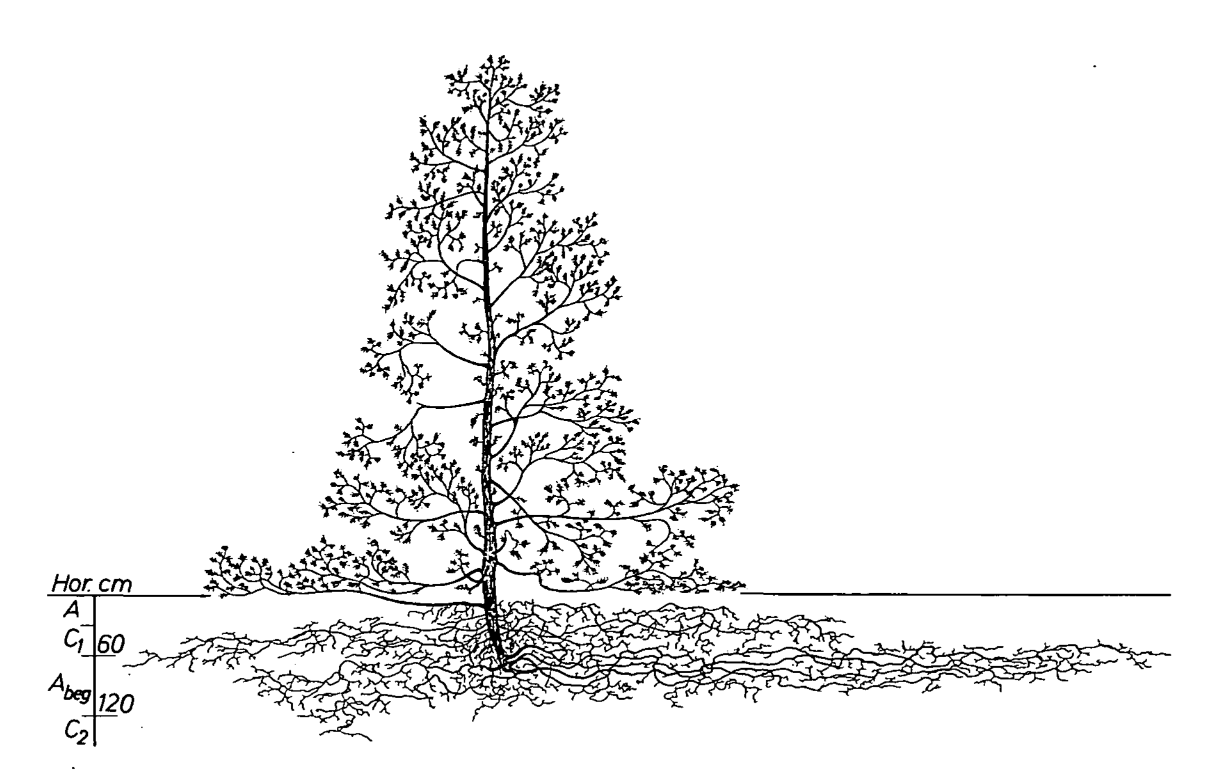


Abb. 55: Gewöhnlicher Wacholder *Juniperus communis* ssp. *communis,* in einem Wacholderreichen, sehr schwachwüchsigen Schneeheide-Kiefernwald auf einem auslaufenden Dolomit-Schuttfächer auf überschütteter Rendsina (Stockwerkprofil), Raum Lienz, Osttirol, 650 m NN. Hor.: A grob- und feinsandiger Grobmoder, pH 7,7 A_{beg} humoser Sand, Grus und Schutt, pH 7,8, überschütteter alter Humushorizont, C_2 feinsandiger Grus und Schutt, Schwach grundfeucht, pH 8,0.

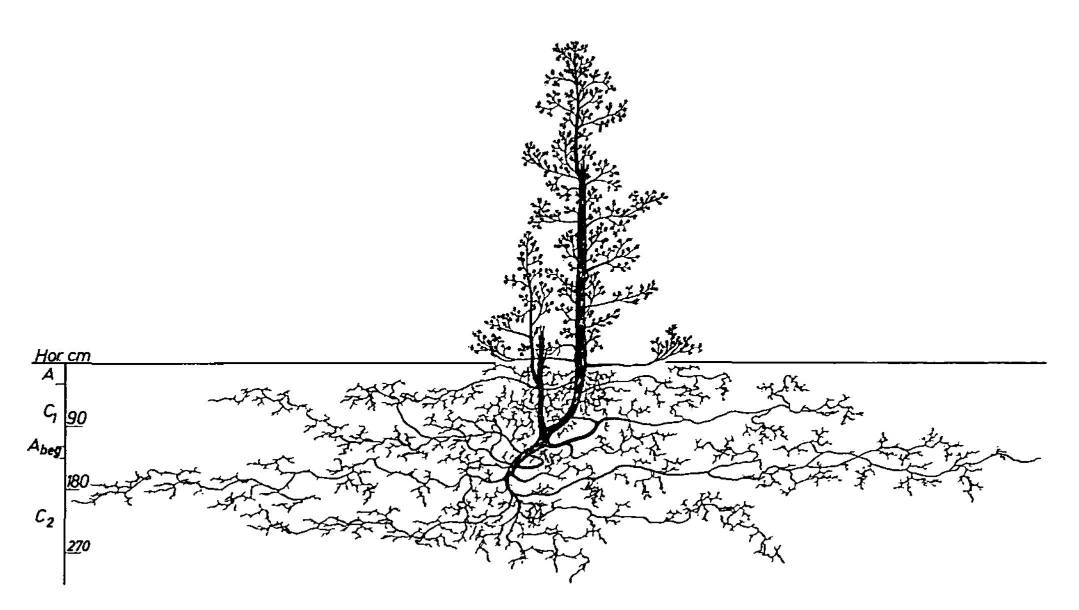


Abb. 56: Gewöhnlicher Wacholder *Juniperus communis* ssp. *communis,* Ort wie bei Abb. 55. Hor.: A feinsandiger, grusiger Moder, pH 7,6, C_1 feinsandiger Dolomit-Schutt und -Grus, trocken, junge Aufschüttung, pH 8,2, A_{beg} schwach humoser Grus und Schutt, mäßig feucht, C_2 feinsandiger Schutt und Grus, pH 8,0, grundfeucht.

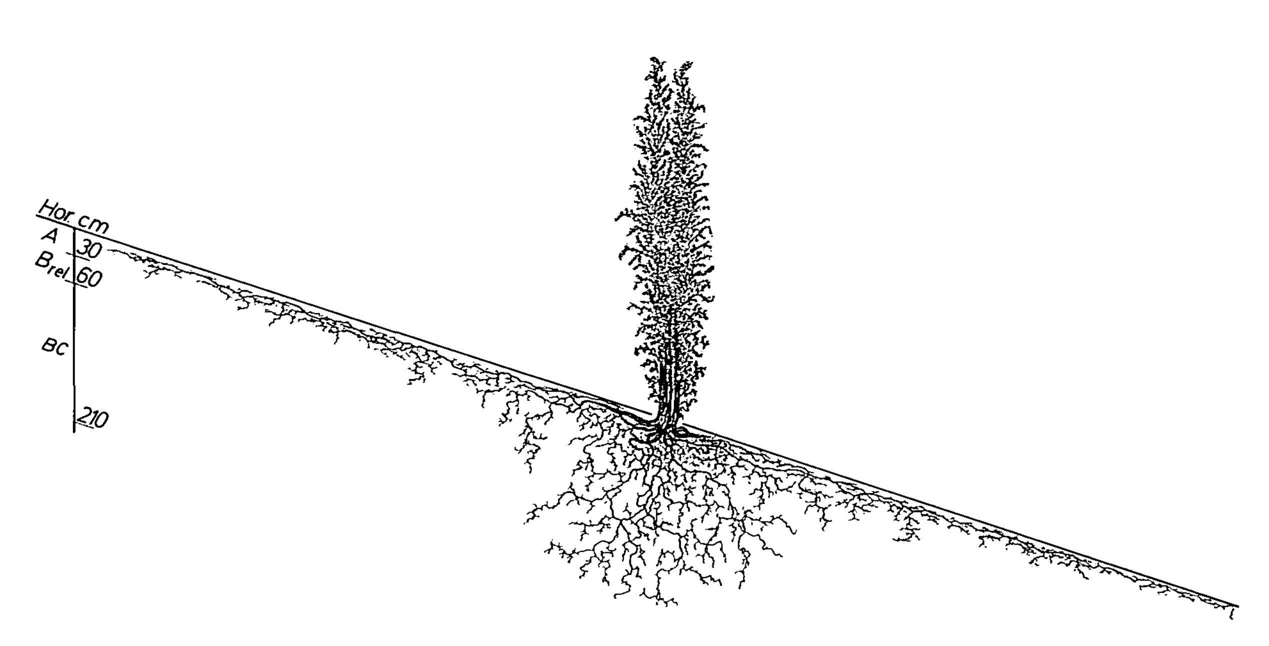


Abb. 57: Gewöhnlicher Wacholder *Juniperus communis* ssp. *communis*, in einer halbtrockenen Hutweide (Mesobrometum) an einem Südhang auf Braunlehm zwischen Jurakalk-Schutt, Schwäbische Alp, SH ca. 700 m. Hor.: A stark humoser toniger Lehm, krümelig, durchsetzt mit Kalkgrus, 10YR 3/3, pH 6,6, B_{rel} toniger Lehm mit Kalkschutt, 7,5 YR 4/4, pH 8,0, BC toniger Lehm zwischen Kalkschutt.

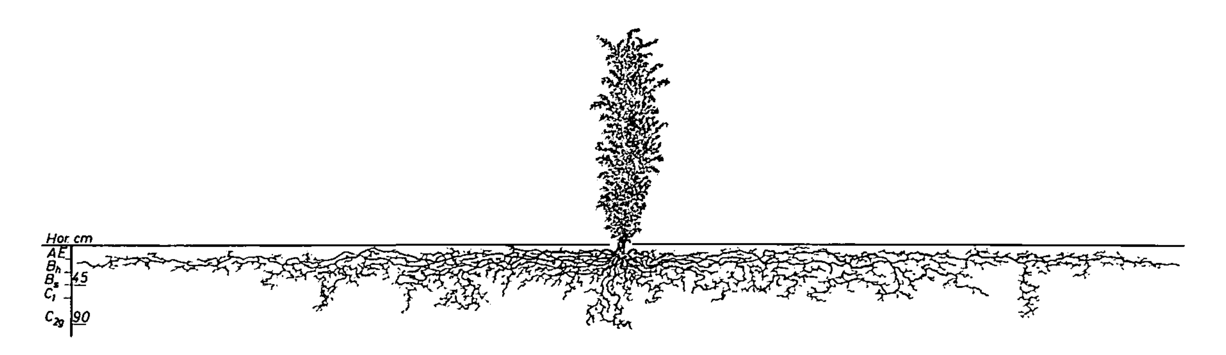


Abb. 58: Gewöhnlicher Wacholder *Juniperus communis* ssp. *communis*, in einer *Calluna*-Heide auf sandigem Podsol, Lüneburger Heide, N-Deutschland. Hor.: AE moderreicher, schluffiger Feinsand, gebleicht, pH 3,6 B_h humoser, dunkelbrauner schluffiger Feinsand, pH 4,1, B_s schluffiger Feinsand, dicht, aber nicht hart, pH 4,6, C_1 schluffiger Feinsand, mäßig dicht, pH 4,6, C_{2g} schluffiger Feinsand, bleichgrau, mäßig dicht, schwach durchsetzt mit Kies, grundfeucht. Bodentemperatur am 2.9., 18 Uhr, 1. Zahl Bodentiefe cm, 2. Zahl °C: 0/16,3, 10/17,0, 20/15,7, 40/15,0, 60/14,6, 80/13,8. Pflanzenbestand. 4 *Calluna vulgaris*, 2 *Nardus stricta, Deschampsia flexuosa, Juniperus communis* ssp. *communis*, + *Agrostis tenuis, Sieglingia decumbens, Vaccinium myrtillus, Festuca ovina u.a.*

In der Lüneburger Heide in N-Deutschland erreichen die Polwurzel und einige Sproßwurzeln 2. Ordnung bereits in ca. 70 cm Tiefe die grundfeuchten Schichten. Die größte Wurzeltiefe beträgt 90 cm. Der Großteil der Sproßwurzeln breitet sich in den oberen wärmeren Bodenschichten weit seitwärts aus (Abb. 58). In dem sommerkühlen Raum, in dem das Julimittel der Temperatur mindestens um 3° niedriger ist als in Südungarn, ist die Verdunstung entsprechend geringer. Die grundfeuchten Bodenschichten liegen daher nicht so tief. Die rel. flache Bewurzelung ist somit Ausdruck des feucht-kühleren Klimaraumes. Dies umso mehr als der Grund-

aufbau des Wurzelsystems dem von Südungarn, das ebenfalls auf Sand wuchs, weitgehend entspricht. Beide Systeme unterscheiden sich im wesentlichen nur im Tiefgang der Wurzeln. Die höhere Bodenerwärmung in Südungarn kommt auch darin zum Ausdruck, daß der saure Sand nicht wie in der Lüneburger Heide podsoliert ist.

Die **Gewöhnliche Rot-Föhre** *Pinus sylvestris* ssp. *sylvestris*, auch Wald- oder Rot-Kiefer genannt, kommt in verschiedenen Klimaräumen bzw. in verschiedenen Höhenlagen vor. Unter natürlichen Bedingungen sind für ihr vorherrschendes Auftreten edaphische (bodenbedingte) Faktoren ausschlaggebender als klimatische. Auf allen Böden mit geringer nährstoff- und wasserhaltender Kraft wie auf flachgründigen Fels-, Schutt-, Schotter-, Grus-, Kies- oder Sandböden ist sie den anspruchsvolleren Laub- und Nadelhölzern überlegen. Am deutlichsten wird ihre Überlegenheit in den tieferen, wärmeren Lagen, in denen sie die Laubhölzer schon auf Böden verdrängt, auf denen in kühleren oder höheren Lagen beispielsweise noch gut die Rotbuche *Fagus sylvatica* gedeihen kann. Es liegt daher nahe, ihre Bewurzelung ausgehend von den wärmeren Tieflagen vorzustellen. Die Fähigkeit der Waldkiefer, hinsichtlich Textur und Struktur so verschiedene Böden zu besiedeln, liegt nicht zuletzt in der großen Anpassungsfähigkeit ihrer Bewurzelung, auf die schon ZOLLER (1981) hingewiesen hat. Diese liegt vor allem darin, daß die Polwurzel zugunsten einer kräftigeren Entwicklung der Seitenwurzeln sehr rasch ihre Vorwüchsigkeit aufgeben kann. Auf diese Weise kann sich die Bewurzelung in flachgründigen oder kühlen Böden auf die oberen Bodenschichten beschränken oder in tiefgründigen, wärmeren Böden auch auf die tieferen Bodenschichten ausdehnen. Immer aber bleibt eine Gruppe nahe unter Flur flachstreichender Seitenwurzeln erhalten. Bemerkenswert ist ferner, daß die Wurzeln der Wald-Kiefer auch auf tiefgründigen Böden kein ausgeprägtes Tiefenstreben aufweisen. Sie sind vielmehr darauf ausgerichtet, die wärmeren oberen und mitteltiefen Bodenschichten intensiv zu durchdringen.



Abb. 59: Inneralpiner Rotföhren-Wald (Erico - Pinetum) auf Kalkschutt und Kalkfels, Oberinntal. Foto: Lichtenegger

Im Kärntner Becken östlich Klagenfurt (Julimittel 18,3°, Jahresniederschlag 949 mm) entwickelt die Wald-Kiefer auf seichter Braunerde über Terrassenschotter ein räumlich zweiteiliges Polwurzelsystem. Einige kräftige Seitenwurzeln breiten sich knapp unter Flur weit seitwärts im Humushorizont aus. Die Polwurzel, die ihre Vorwüchsigkeit verloren hat und die auch hinsichtlich ihrer Stärke nicht von den Sproßwurzeln zu unterscheiden ist, sowie eine kräftige Seitenwurzel durchdringen mit ihren Verzweigungen den schotterreichen B_v-Horizont. Im feinsandigen, schluffigen C_1-Horizont (ehemalige Aulehmdecke), der eine größere wasserhaltende Kraft aufweist und deshalb feuchter ist, breiten sie sich flach seitwärts aus. In den schotterreichen, leicht zu durchwurzelnden, trockenen C_2-Horizont dringen sie nicht mehr ein (Abb. 60). Die Durchwurzelung beschränkt sich demnach auf die oberen, besser wasserhaltenden Bodenschichten, obwohl Grundfeuchte in erreichbarer Tiefe vorhanden wäre. In einer nahe gelegenen Wiese drang der Wiesen-Bärenklau *Heracleum sphondylium* auf gleichem Boden ebenfalls bis zum feinsedimentreichen C_1-Hor. vor. Es wurde mehrmals festgestellt, daß im mitteleuropäischen Raum die Holzgewächse nicht tiefer in den Boden eindringen als die tiefwurzelnden Kräuter.

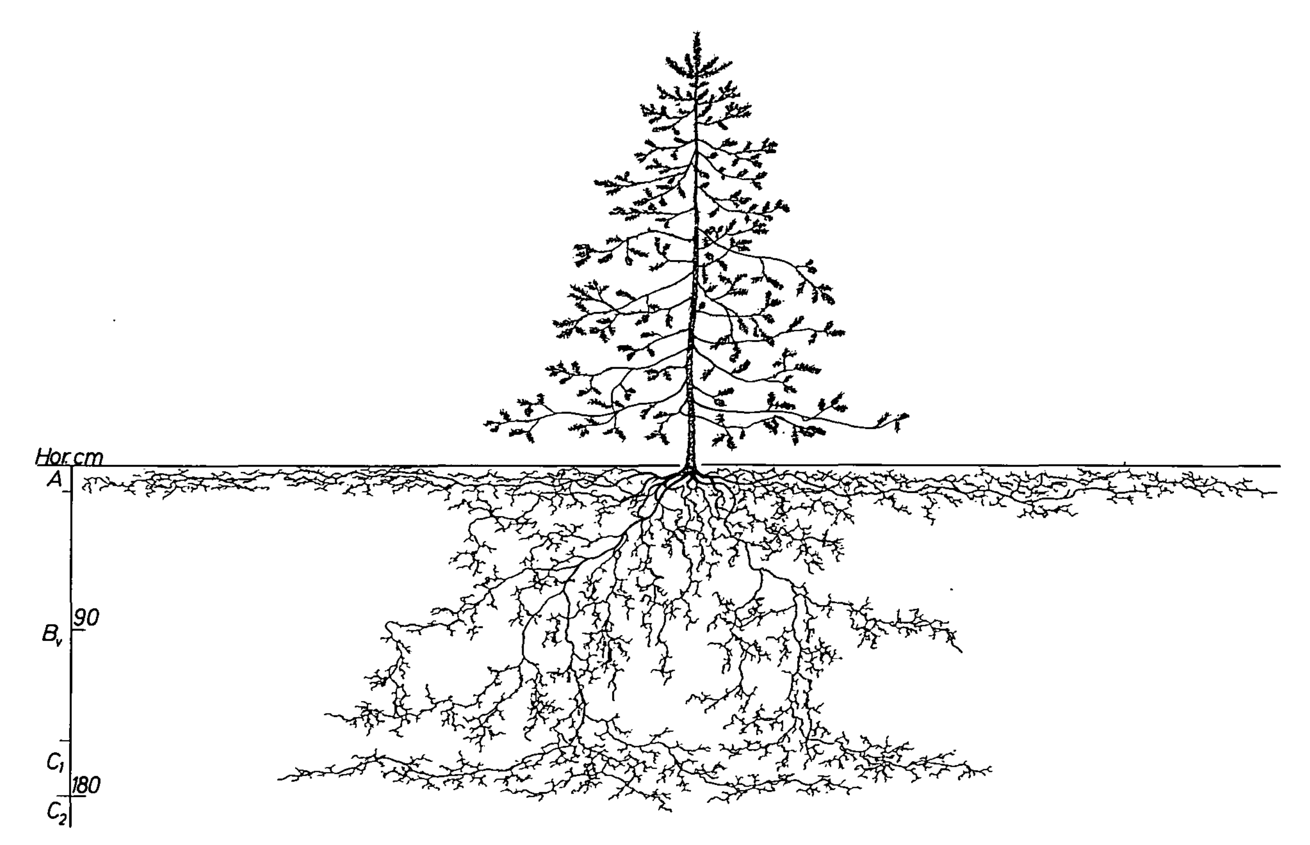


Abb. 60: Gewöhnliche Rot-Föhre *Pinus sylvestris* ssp. *sylvestris*, in einem Herbstheide-Kiefernwald auf seichter Braunerde über Niederterrasse östlich Klagenfurt, 470 m NN. Hor.: A schwach humoser lehmiger Sand, durchsteint, B_v lehmiger Sand, stark steinig, 10 YR 4-3/2, C_1 schluffiger Feinsand, feucht, C_2 Sand und Schotter, trocken. Pflanzenbestand: 3 *Pinus sylvestris* ssp. *sylvestris*,*Calluna vulgaris*, 2 *Hypnum schreberi*, *Vaccinium myrtillus*, 1 *Vaccinium vitis-idaea*, + *Quercus robur* u.a.

Auf einem südseitigen Hanganschnitt östlich Klagenfurt bleibt die räumliche Aufteilung des Wurzelsystems in eine flachstreichende und eine tiefstrebende Wurzelgruppe erhalten. Das große Tiefenstreben der Polwurzel und einiger Seitenwurzeln ist auf die starke Erwärmung des kaum bewachsenen Südhanges zurückzuführen (Abb. 61). Auf südseitigen Böschungen erreichen die Wurzeln immer größere Tiefen als dahinter im flachen Gelände, in dem der Boden in gleicher Tiefe wesentlich kühler bleibt.

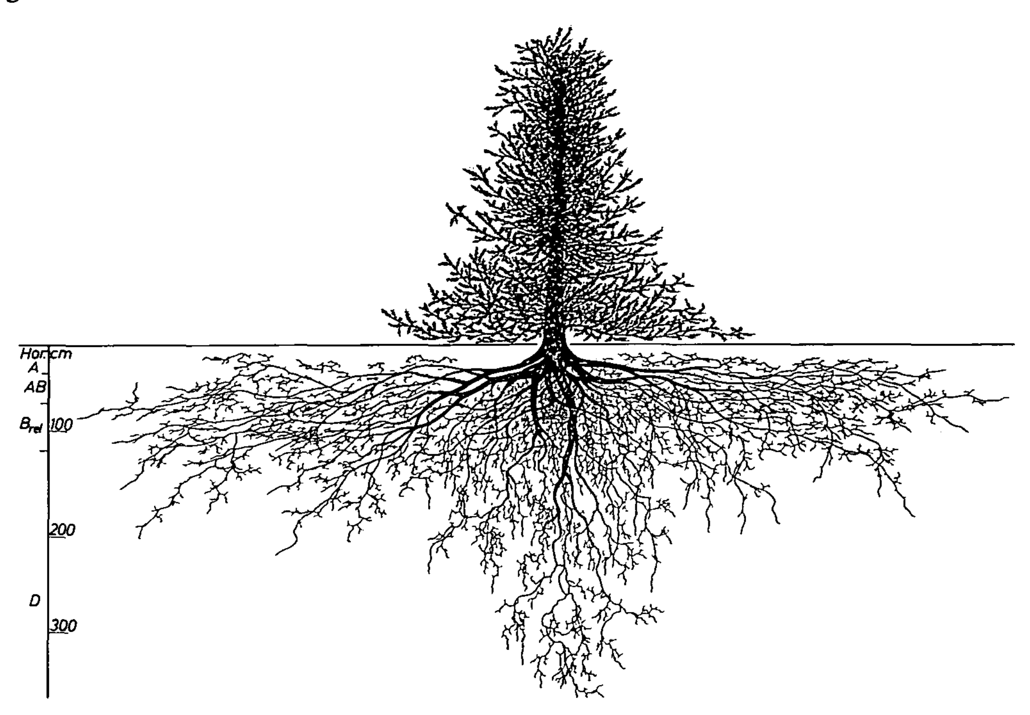


Abb. 61: Gewöhnliche Rot-Kiefer *Pinus sylvestris* ssp. *sylvestris*, an einer südseitigen Böschung östlich Klagenfurt *auf Braunlehm. Hor.: A humoser Lehm, krümelig, AB schwach humoser Lehm, schwach steinig,* B_{rel} *toniger Lehm,* steinig, D sandiger Kies und Schotter.

Noch stärker „verfälscht" ist der Wurzeltiefgang der Wald-Kiefer an einer hohen, südseitigen Böschung bei Melk. Auf der hohen, stark erwärmten Böschung verläuft die Polwurzel, die in dem leicht durchwurzelbaren, trockenen Boden stark hervortritt, mit ihren Seitenwurzeln schräg hangabwärts, bis sie den Böschungsfuß erreicht. Die flachstreichende Wurzelgruppe mit einigen sehr kräftigen Seitenwurzeln bleibt erhalten. Ihre Seitenwurzeln streben aber auch den tieferen, feuchteren Bodenschichten zu (Abb. 62, Teildarstellung, die seitliche Ausbreitung des Wurzelsystems ist in der Natur noch wesentlich größer).

Auf einer Grundmoräne nördlich Klagenfurt kann die Polwurzel mit ihren abwärts wachsenden Seitenwurzeln nicht in den dicht gebackenen sandigen Schotter eindringen. Die Wurzeln breiten sich unter starker Verzweigung über den dichten Schichten aus (Abb.63). Die Verdichtung dürfte mit dem hohen Kalk- und Magnesium-Gehalt des Bodens zusammenhängen. Die oberen Seitenwurzeln verlaufen in den lockeren, schwach humosen Bodenschichten.

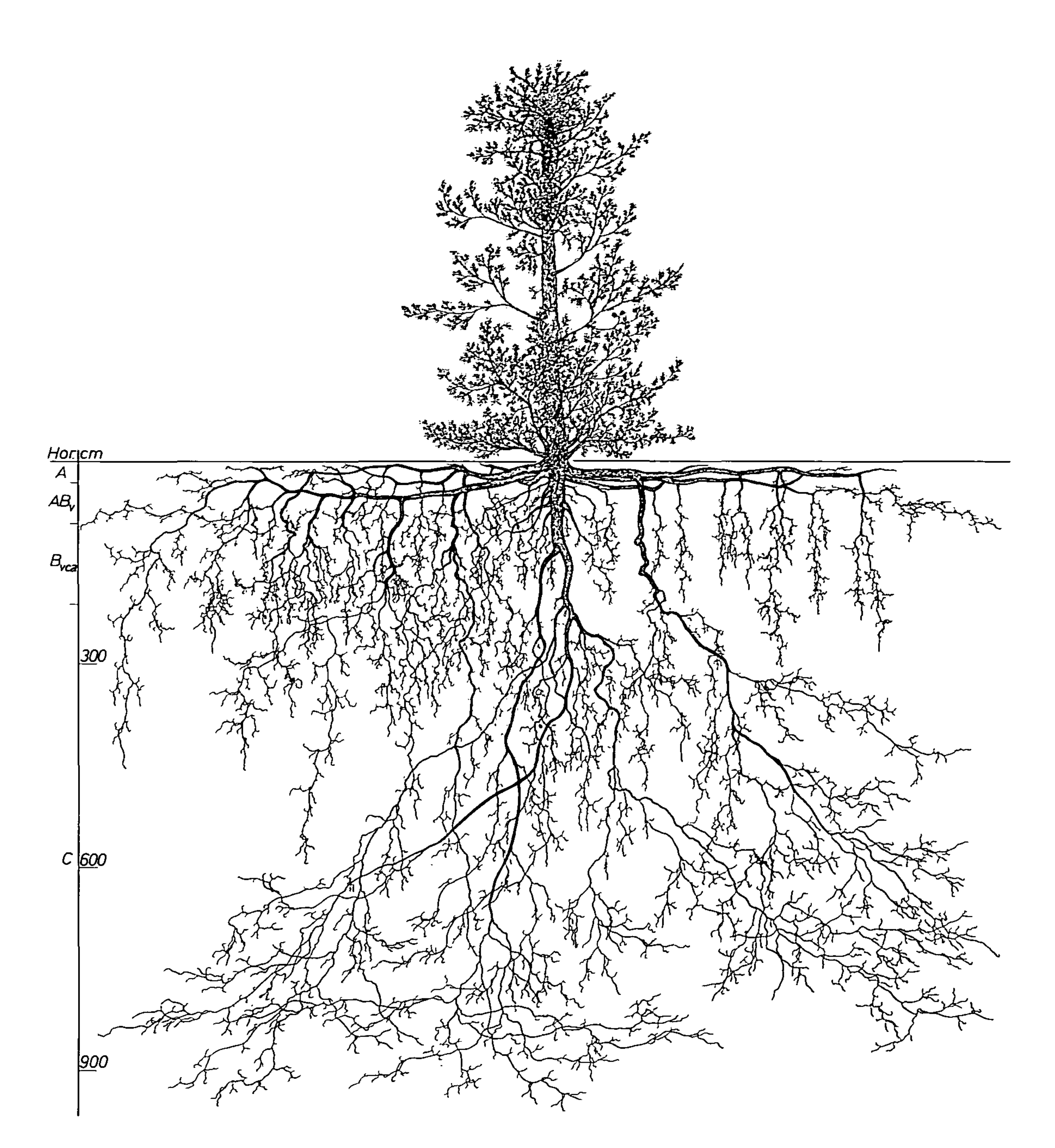


Abb. 62: Gewöhnliche Rot-Kiefer *Pinus sylvestris* ssp. *sylvestris*, auf einer südseitigen, hohen Böschung bei Melk, SH 245 m, auf trockener Kalkbraunerde, Hor.: A humoser feinsandiger Schluff, lose, 10YR 4/2, AB schwach humoser schluffiger Feinsand, dicht, vereinzelt Kalkausblühungen, B_{vca} schluffiger Feinsand, dicht, Kalkausblühungen, mäßig stark kiesig, 10YR 5-4/3, C schluffiger Feinsand, kiesig.

Auf Kalkblockschutt des Bergsturzgebietes der Villacher Alpe bildet die Krüppelkiefer in den mit Humus gefüllten Hohlräumen zwischen dem Blockschutt ein flaches, sehr stark feinverzweigtes Wurzelsystem. Die dünnen Faserwurzeln treten gehäuft in den Humusnestern auf (Abb. 64).

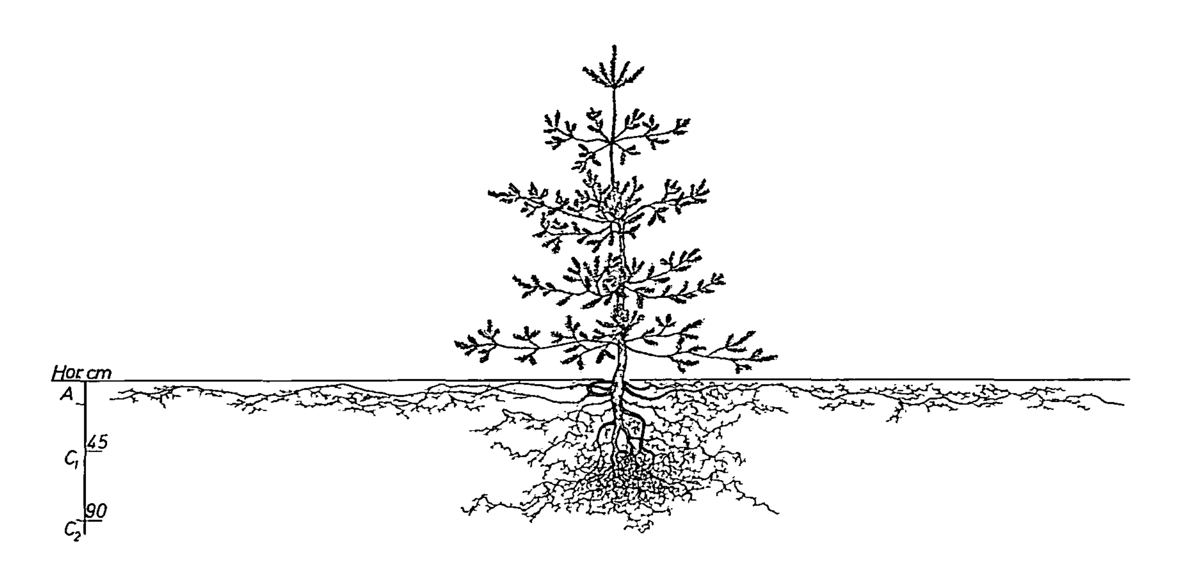


Abb. 63: Gewöhnliche Rotkiefer *Pinus sylvestris* ssp. *sylvestris*, an einem leicht nach Süden geneigten, in Verwaldung begriffenen Trespen-Halbtrockenrasen nördlich Klagenfurt auf Pararendsina über Grundmoräne. Hor.: A schwach humoser, schluffiger Sand, durchsetzt mit Schotter und Kies, pH 8,7, Ca 2685 mg, Mg 60 mg, C_1 schluffiger lehmiger Sand, stark durchsetzt mit Kies und Schotter, C_2 schluffiger Sand zwischen Schotter und Kies, dicht gebacken, pH 8,47, Ca 2895, Mg 78,4 mg.

Auf einem Kalkschuttkegel am Nordfuß des Grimming im Ennstal stockt ein magerer Kiefernwald, dessen Wurzeln weitläufig miteinander verwachsen sind. In dem stark wasserdurchlässigen Kalkschutt erreichen einige Wurzeln größere Tiefen. Die Hauptwurzelmasse bleibt aber auf die oberen Bodenschichten beschränkt (Abb. 65).

Im nördlichen Teil von Südschweden bildet die Kiefer auf podsoligem Sand ein weit nach der Seite ausgebreitetes, oberflächennahes Wurzelsystem. In dem kühlen Boden erreichen die Wurzeln nur noch geringe Tiefen (Abb. 66)

In den **kühlen Tieflagen** und in der **montanen Stufe** Mitteleuropas (mittlere Jahrestemperatur ca. 5-7°) breiten sich die frischen Sommerwälder aus. Ihr wichtigster Vertreter in klimatisch ausgeglicheneren Lagen auf grund-, sicker- oder stauwasserfreien Böden ist die Rotbuche.

Die **Rotbuche** *Fagus sylvatica* wird in den trockenen inneralpinen Lagen und auf sehr flachgründigen, stark wasserdurchlässigen Böden von der Rot-Föhre *Pinus sylvestris* ssp. *sylvestris* verdrängt. In feucht-kalten Lagen und in Geländedepressionen (Kaltluftlöcher) muß sie der Fichte *Picea abies* und in Grabeneinhängen den Schlucht- und Auwaldgehölzen weichen. Im wärmeren Bereich ihres Verbreitungsgebietes kommt sie noch mit der Stiel-Eiche *Quercus robur* vor (Eichen - Buchen-Übergangsstufe). Sie gilt deshalb als Kennart der Querco-Fagetea. Der Schwerpunkt ihres Vorkommens liegt aber im Fagion, den frischen Buchen- und Buchen-Mischwäldern.

Die Rot-Buche ist hinsichtlich ihrer Wuchsform sehr anpassungsfähig. Auf den Standorten, auf denen sie am besten gedeiht, bildet sie hohe, gerade Stämme. An schneereichen Steilhängen sind die Stämme stark gekrümmt (Säbelwuchs).

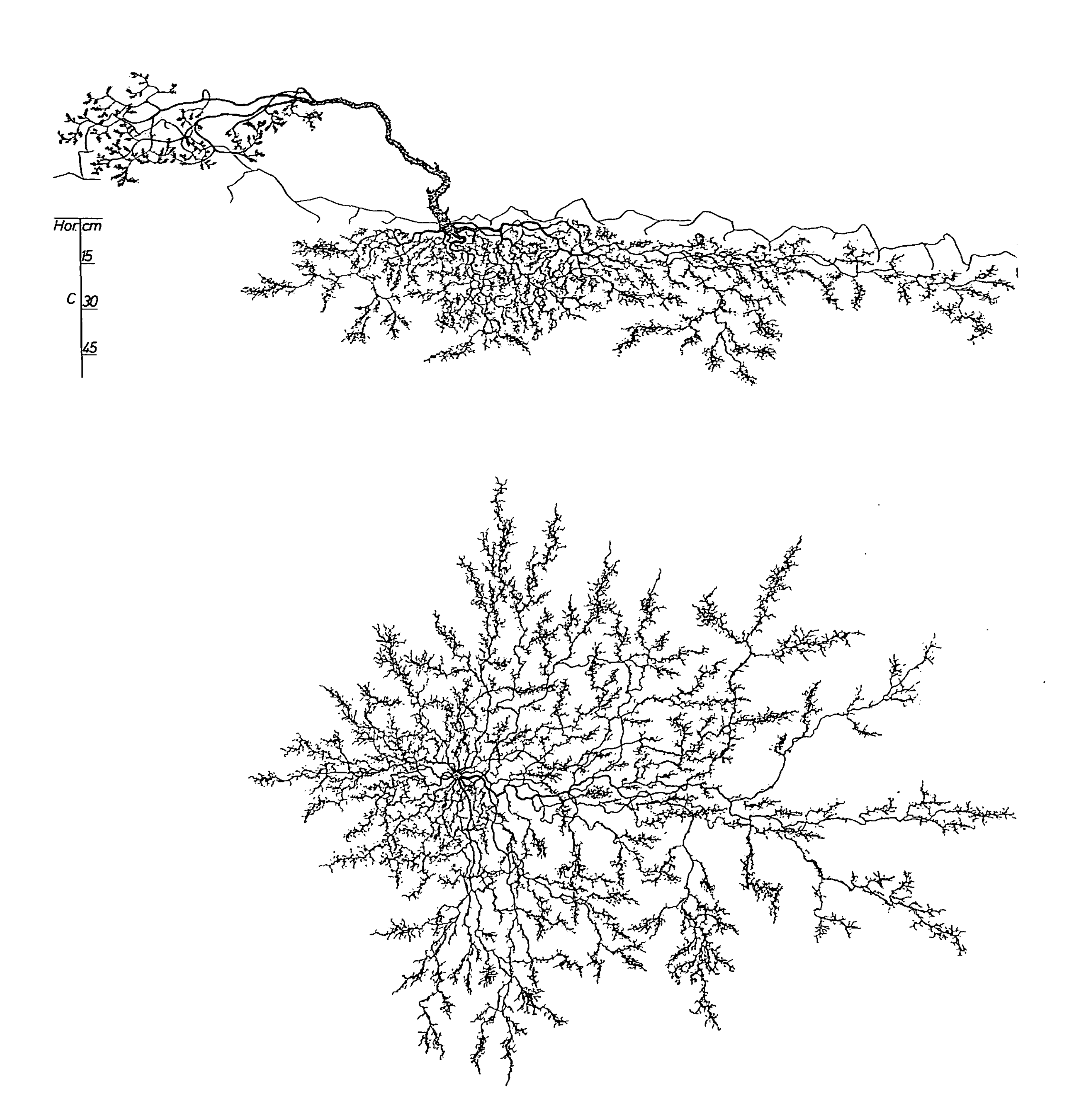


Abb. 64: Gewöhnliche Rot-Kiefer *Pinus sylvestris* ssp. *sylvestris*, auf Kalkblockschutt im Bergsturzgebiet der Schütt bei Villach, 520 m NN. Hor.: AC Auflagemoder zwischen Kalkschutt, C Kalk-Blockschutt.

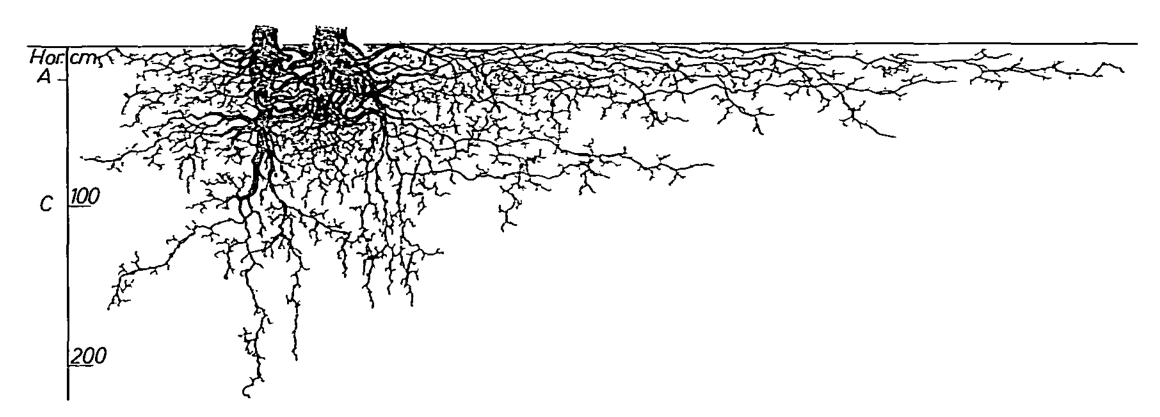


Abb. 65: Gewöhnliche Rot-Kiefer *Pinus sylvestris* ssp. *sylvestris*, auf einem Schuttkegel am Nordfuß des Grimming, 750 m NN, auf Moder-Rendsina, Hor.: A Moderauflage im Kalkschutt, C sandiger Kalkschutt und -grus.

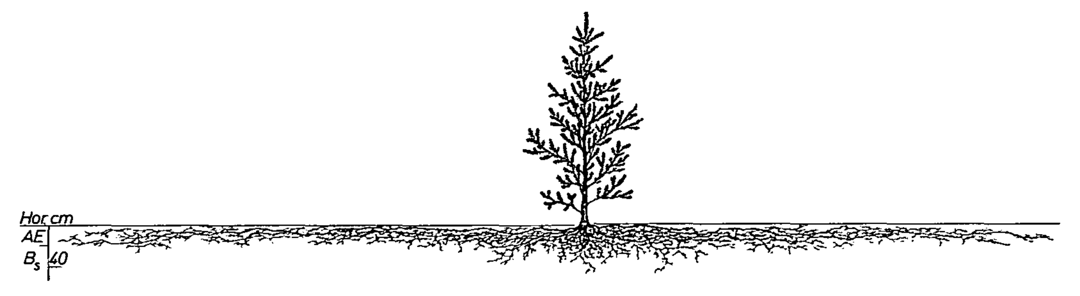


Abb. 66: Rot-Kiefer *Pinus sylvestris*, in einem lichten Kiefernbestand auf sandigem Podsol, Jädraas, Schweden, SH 200 m. Hor.: AE gebleichter, moderiger Sand, B_s rostfarbiger Sand.

An warmen Südhängen, wie an der Karawanken-Südseite bildet sie als krummholzartiges Gebüsch die Waldgrenze. Sie ähnelt diesbezüglich ihrer Verwandten *Nothofagus pumilio,* die in Argentinien im Raum von Bariloche in der subalpinen Stufe als niedriges Gestrüpp den Krummholzgürtel bildet. Die Vielfältigkeit ihrer Wuchsform verdankt die Rotbuche ihrer Fähigkeit zur Bildung von Stockausschlägen (Abb. 69). Die Bildung von Stockausschlägen wird durch Überlagerung der Stammbasis gefördert. Strauchig bestockte Rotbuchen sind deshalb besonders häufig an Steilhängen zu finden, an denen ständig ein Bodenabtrag erfolgt. Nicht selten können an den knapp unter Flur weit hinstreichenden Seitenwurzeln sogenannte Wurzelausschläge entstehen (Abb. 70), die strauchartige Büsche bilden. Sie können sich sproßbürtig bewurzeln. Die Fähigkeit der Buche, auf sehr steinigen, ja sogar felsigen Standorten zu gedeihen, wird dadurch gefördert, daß die Polwurzel ihre Vorwüchsigkeit frühzeitig verliert. Es entsteht nahe dem Wurzelhals ein Kranz kräftiger Seitenwurzeln, die in ihren dicken Abschnitten häufig untereinander verwachsen sind. Der Wurzelkörper wird dadurch besonders standfest. Die Seitenwurzeln breiten sich in weitem Umkreis knapp unter Flur aus. Dabei verzweigen sie sich in ein sehr dichtes Netz von Faserwurzeln, das die Feinmoderschicht unterhalb der Laubdecke durchsetzt. Eine größere Anzahl von Wurzeln dringt auch in tiefere Schichten ein, wenn der Boden zumindest zwischen den Steinen ausreichend Feinerde enthält. Stets ist aber die seitliche Ausdehnung des Wurzelkörpers größer. Die Form der Bewurzelung hat der Rotbuche die volkstümliche Bezeichnung Herzwurzler eingebracht.

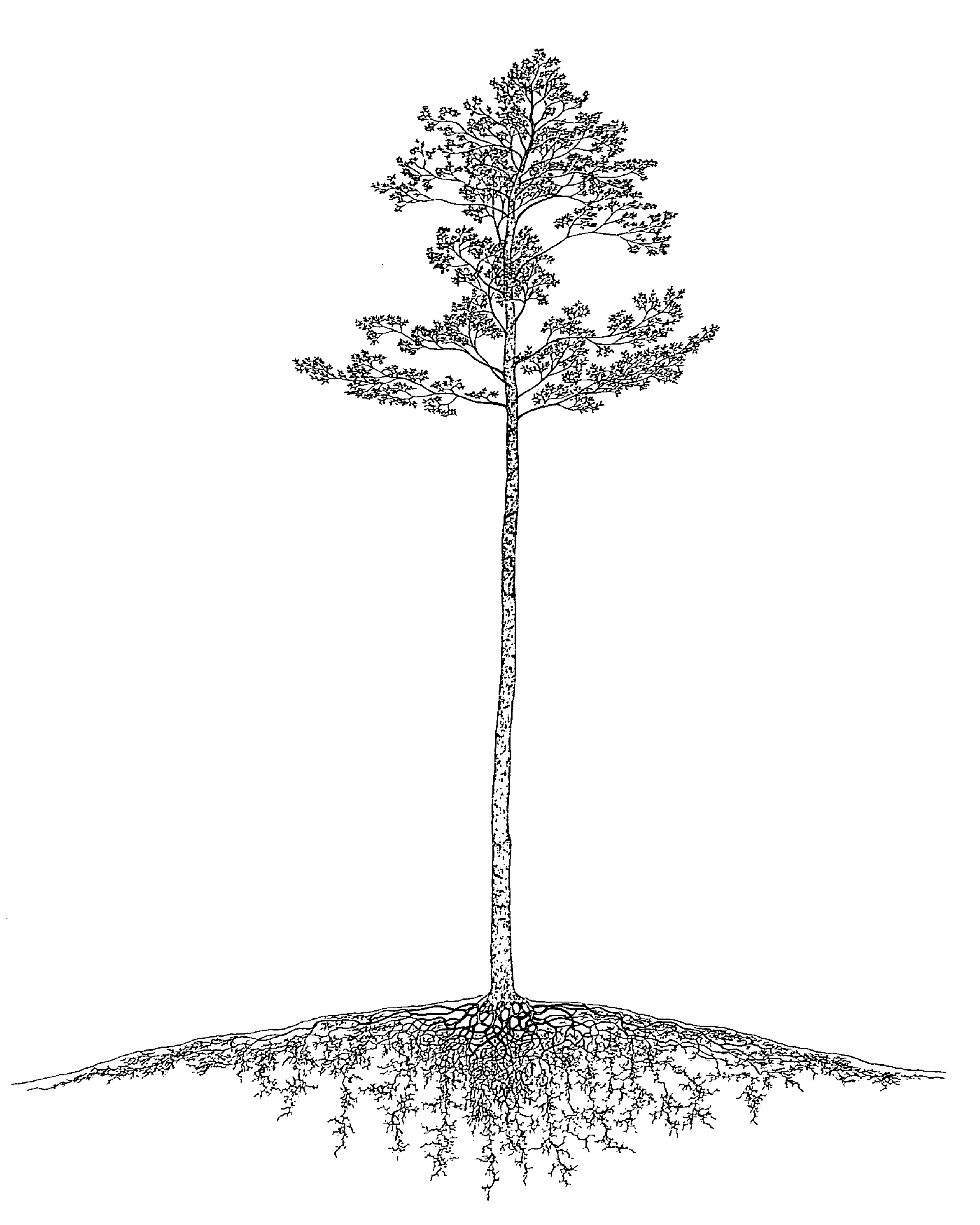


Abb. 67: Rotbuche *Fagus sylvatica*, M 1: 60, in einem Buchenwald bei Arnoldstein, 610 m NN, auf Rendsina. Hor.: O 4-0 cm Bestandesabfall, A_1 0-6 cm Grobmoder, A_2 6- 12 cm Feinmoder, AC 12-25 cm humoser Braunlehm zwischen Kalkschutt, C Kalkschutt und -grus, Hohlraumfüllung mit erdigem Braunlehm.

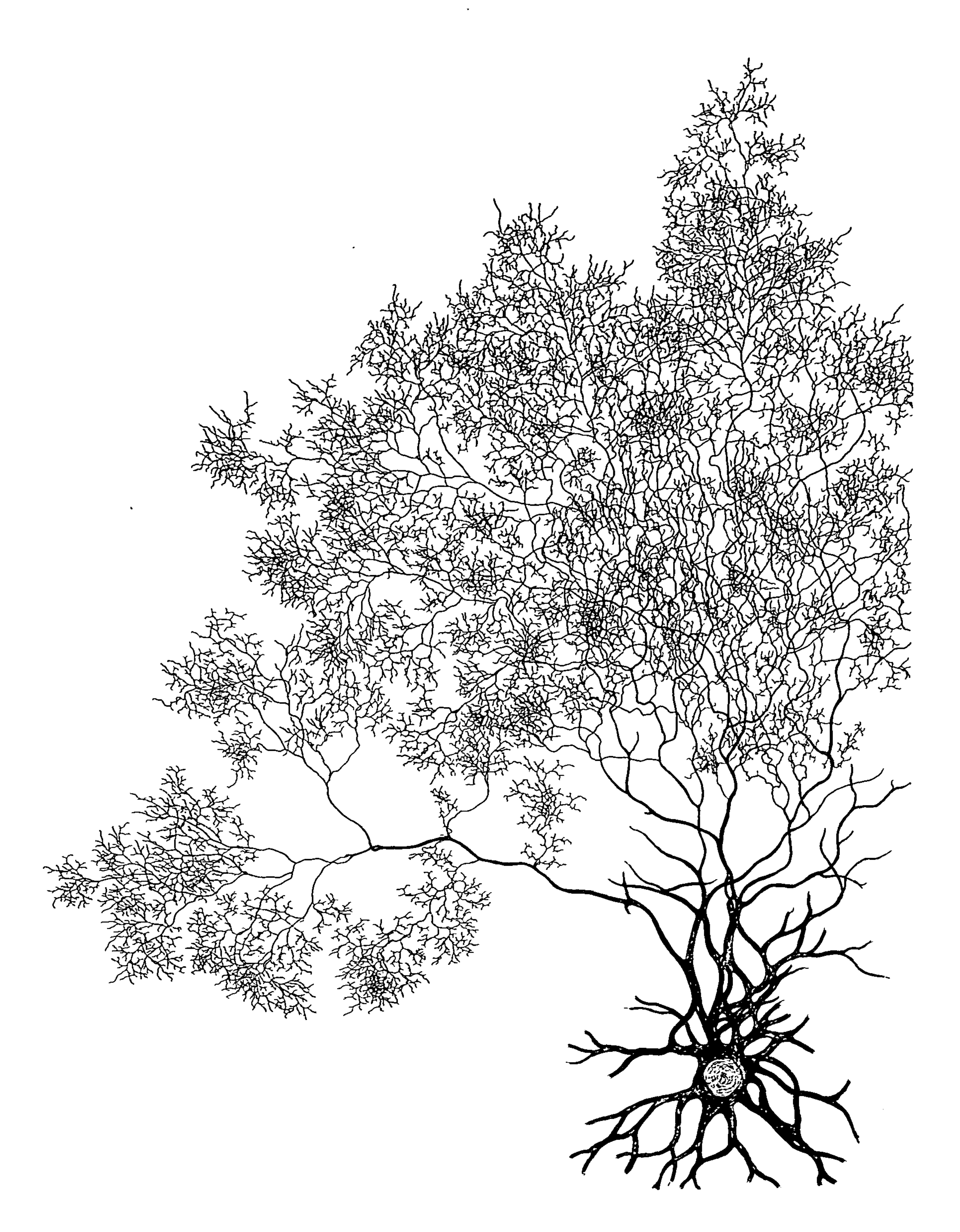


Abb. 68: Rotbuche *Fagus sylvatica*, gleicher Baum wie in Abb. 67. Ausschnitt aus der Aufsicht der Bewurzelung. Dichtes Netz von Faserwurzeln in der Feinmoderschicht.

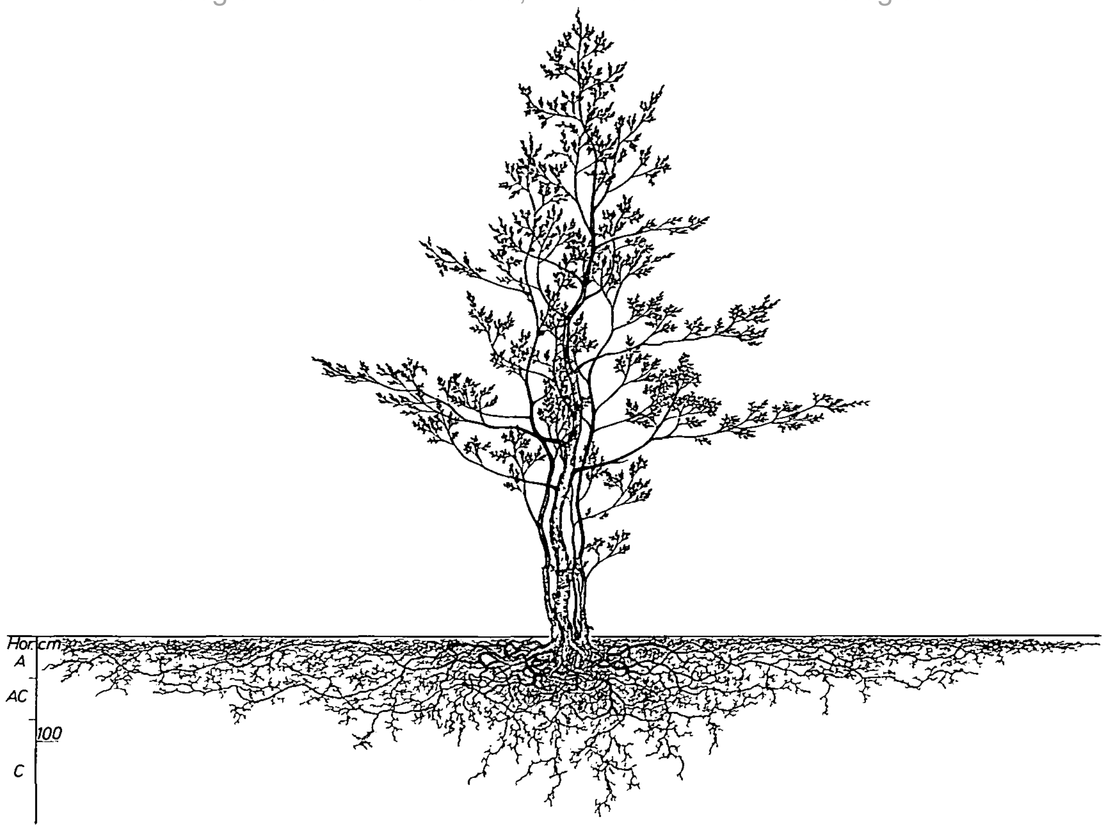


Abb. 69: Rotbuche *Fagus sylvatica*, mit Stockausschlag, in einem Buchen-Mischwald auf Moderrendsina am Fuß eines Kalkschuttkegels, Nordfuß des Grimming, Ennstal, SH 760 m. Hor.: A moderhumusreicher lehmiger Sand, steinig. AC humoser lehmiger Sand, sehr steinig, C Sand und Schutt.

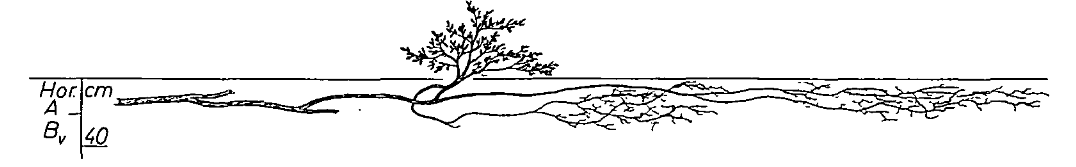


Abb. 70: Rotbuche *Fagus sylvatica*, Wurzelausschlag aus einer flachstreichenden Seitenwurzel, der sich sproßbürtig bewurzelt. Rotbuchen-Wald auf Braunerde. Hor.: A feinmoderiger, sandiger Lehm, B_v sandiger Lehm, schwach steinig.

Der **Gewöhnliche Seidelbast** *Daphne mezereum* (Abb. 71) hat seinen Verbreitungsschwerpunkt in krautreichen, frischen Sommerwäldern. Er gilt deshalb als Kennart der Fagetalia. Am häufigsten kommt er auf steinigen Böden vor. Der untere Teil seines Sprosses ist daher nicht selten überschüttet. Die Vorwüchsigkeit der Polwurzel geht rasch verloren. Die annähernd gleich kräftigen Wurzelstränge passen sich sehr gut der Beschaffenheit des Bodens an. In den meisten Fällen breiten sie sich weit seitwärts aus. Das Tiefenstreben ist in der Regel gering. Die gelbbraunen bis braunen Wurzeln sind mäßig stark feinverzweigt.
In der **hochmontanen** und vor allem in der **subalpinen Stufe** wird der Laubwald mit Absinken der mittleren Jahrestemperatur unter 5° vom Nadelwald abgelöst. In dieser Höhenlage wird der Wald vor allem von der Fichte *Picea abies*, der Lärche *Larix decidua* und der Zirbe *Pinus cembra* beherrscht.



Abb. 71: Gewöhnlicher Seidelbast *Daphne mezereum*, auf Kalkschutt im Latschen-Gürtel, Villacher Alpe, 1820 m NN. Hor.: AC moderiger Kalkschutt, C Kalkschutt und -grus.

Die **Gewöhnliche Fichte** *Picea abies* (Abb. 73, 74) wurde als Nutzholz bis in die Eichenstufe verbreitet. Ihre ursprüngliche Vorherrschaft erreichte sie meist erst oberhalb 800 m Seehöhe (ZOLLER, 1981), also in der hochmontanen und subalpinen Stufe. Wie hoch die Fichtenbestände hinaufreichen, ist je nach der Wärme des Gebietes verschieden. Nach ZOLLER gibt es im Obervintschgau bestandbildende Fichtenbestände bis 2200 m, im Frankenwald und im Thüringer Wald nur bis ca. 1000 m. Ihre Höhenbegrenzung erreicht sie dort, wo die mittlere Julitemperatur unter 10° absinkt und die Vegetationszeit kürzer als 3 Monate ist (ZOLLER).

Die Fichte bevorzugt kühlere, luftfeuchtere Lagen mit höheren Niederschlägen. Vorherrschende Fichtenbestände gibt es daher vor allem in den Nord- und Süd-Staulagen der Alpen mit Niederschlägen bis gegen 2000 mm und darüber. In diesen regenreichen



Abb. 72. Fichtenwald in Nordstaulage der Alpen, Arlberg. Foto: Lichtenegger



Höhenlagen sind die Böden ständig kühl. Dementsprechend bildet die Fichte durchwegs ein sehr flaches, tellerförmiges Wurzelsystem aus. Ermöglicht wird diese Bewurzelung durch frühzeitige Verkümmerung oder seitliches Umbiegen der Polwurzel, durch kräftige Entwicklung der Seitenwurzeln und durch ein gehemmtes Tiefenstreben in dem kühl-feuchten Boden (KUTSCHERA, 1971, 1972). Die flache Bewurzelung behält die Fichte auch in tieferen, wärmeren Lagen bei. Sie ist deshalb sehr anfällig gegen Windwurf. Besonders gefährdet ist sie auf sickerfeuchten Böden (Weiden-Grauerlen-Standorte), in denen sie extrem flach wurzelt. Windwürfe treten daher oft strichförmig entlang feuchterer Hangmulden auf.

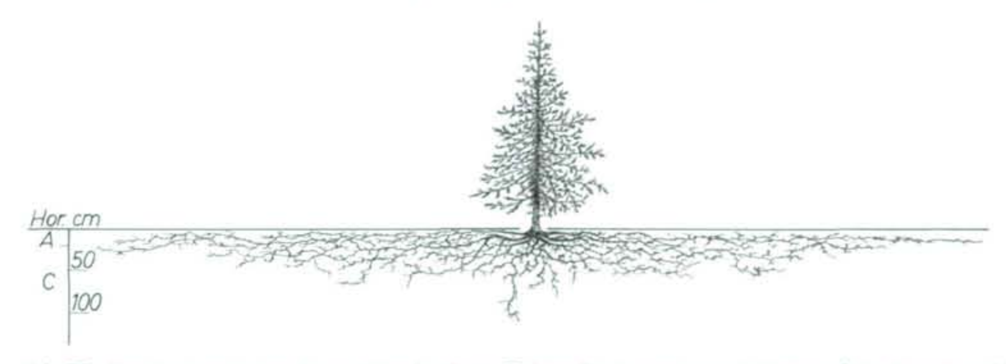


Abb. 73: Gewöhnliche Fichte *Picea abies*, in einem Fichten-Buchenwald am Fuß eines Schuttkegels auf Moderrendsina, Irdning, Steiermark, 780 m NN. Hor.: A moderreicher, grusiger Sand, C sandiger Kalkgrus und -schutt.

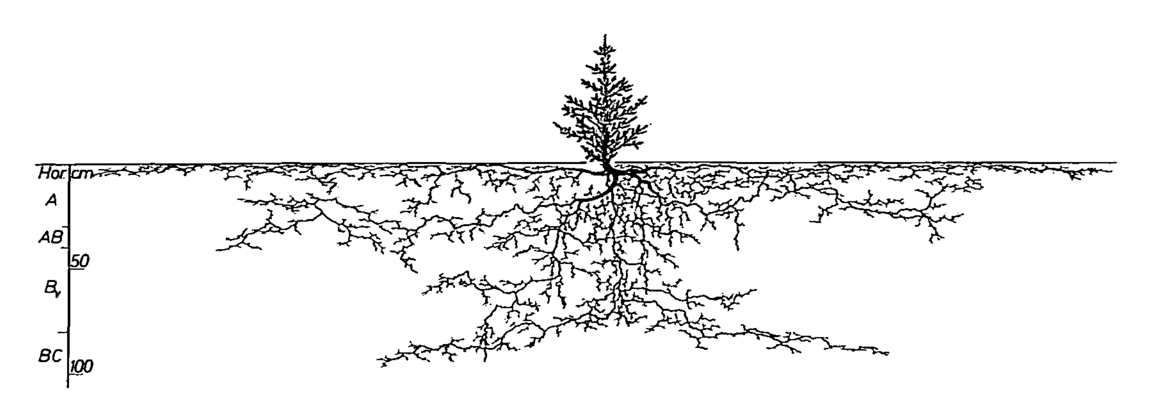
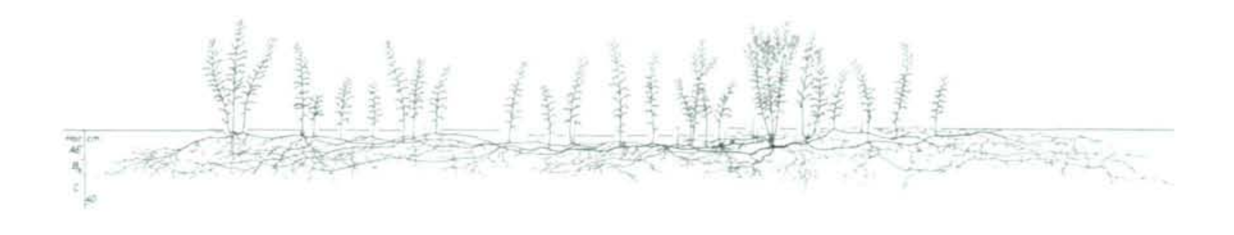


Abb. 74: Gewöhnliche Fichte *Picea abies,* in einem Lärchen-Fichtenwald an einem warmen, windgeschützten Südhang auf Braunerde über Kalkglimmerschiefer, Schachnern bei Heiligenblut, Kärnten, 1520 m NN. Hor.: A moderhumusreicher lehmiger Sand, steinig, locker, AB_v schwach humoser lehmiger Sand, locker, steinig, B_v lehmiger Sand, steinig, locker, B_vC lehmiger Sand, stark steinig, C Schutt und Grus, dazwischen lehmiger Sand. Auf dem sommerwarmen Standort ist das Tiefenstreben einiger Wurzeln rel. stark ausgeprägt. Die obere, flachstreichende Bewurzelung verstärkt sich mit zunehmendem Alter.

Das **Wald-Weidenröschen** *Epilobium angustifolium* (Abb. 75) hat seinen Verbreitungsschwerpunkt in Waldverlichtungen und in Kahlschlägen von Fichtenforsten der montanen Stufe. Es gilt als Kennart der Epilobietea angustifolii, der Schlagflur- und Vorwaldgesellschaften. Es wächst vorzugsweise auf humussauren Braunerden. Die Polwurzel verkümmert meist sehr rasch. Die meterlangen Seitenwurzeln verlaufen flach in den oberen Bodenschichten. Von ihnen gehen aus Wurzelknospen viele aufwärts wachsende Sproßtriebe hervor. OBERDORFER bezeichnet die Pflanze zutreffend als Wurzelkriecher. Die starke Vermehrung aus Wurzelknospen erklärt ihr herdenweises Auftreten. Der Wurzeltiefgang war zumindest in Schweden gering. In südlichen, wärmeren Lagen dürfte er größer sein. Nach OBERDORFER ist die Art ein Tiefwurzler.

Die **Europäische Lärche** *Larix decidua* ssp. *decidua* wurde durch die Forstwirtschaft ebenfalls weit über ihr natürliches Vorkommen hinaus verbreitet. Ihre ursprüngliche Verbreitung beschränkt sich in den Alpen weitgehend auf den oberen Bereich des Waldgürtels. Als Nadel-abwerfender Baum ist die Lärche frosthärter und widerstandsfähiger gegen Trockenheit als die Fichte. Ihre Verbreitungsgrenze im Gebirge liegt daher höher. Zusammen mit der Zirbe bildet sie den oberen Streifen des Schutzwaldgürtels, der aber noch unterhalb der Kampfzone des Waldes liegt, in der nur noch Zirben vorkommen. Sie erträgt weniger Boden- und Luftfeuchte als die Fichte. Zur Vorherrschaft kommt sie nur in lufttrockenen, sonnigen Lagen auf stauwasserfreien, leicht erwärmbaren Böden. Dementsprechend liegt der Schwerpunkt ihres Vorkommens in den trockenen, sommerwarmen Hochlagen der Alpen wie im Wallis, in Südtirol, im Oberinntal und im Mölltal. In den tieferen, wärmeren Lagen wurzelt die Lärche wesentlich tiefer als die Fichte. Ihre Polwurzel bleibt deutlich vorwüchsig. Mit einigen kräftigen Seitenwurzeln erschließt sie auch die mitteltiefen und tieferen Bodenschichten. Wurzeltiefen bis zu 2 m und mehr können an wärmeren Südhängen schon von Jungpflanzen erreicht werden (Abb. 77). Immer aber werden auch die obersten Bodenschichten von einigen flachstreichenden Seitenwurzeln erschlossen. Im Bereich der Baumgrenze in der subalpinen Stufe gibt auch die Lärche ihr Tiefenstreben auf. Die Bewurzelung beschränkt sich fast ausschließlich auf die oberen,



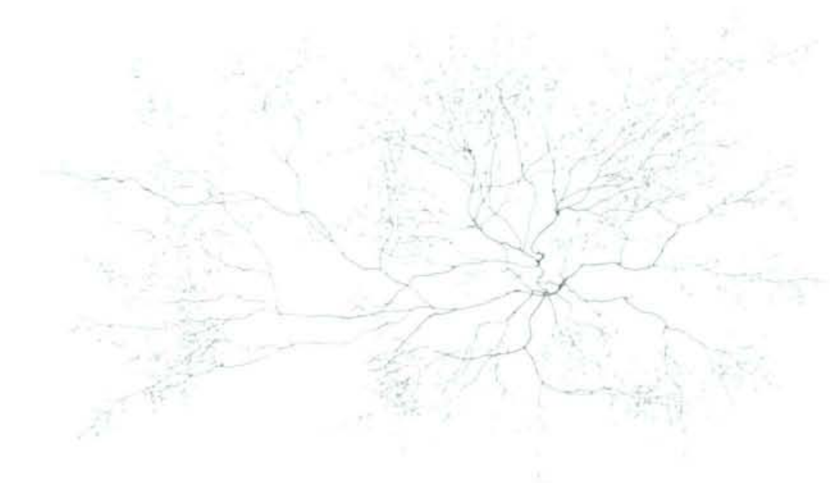


Abb. 75: Wald-Weidenröschen *Epilobium angustifolium*, in einem lichten Kiefernwald auf sandigem Podsol, Jädraas, Schweden, SH 200 m, Hor.: AE moderiger, bleich gefleckter Sand, B_s teilweise rostig gestreifter Sand, C Sand, gelbbraun.



Abb. 76: Lärchenwald in sonniger, oberbodentrockener Lage, Campill, Südtirol. Foto: Lichtenegger

stärker erwärmten Bodenschichten. Die Polwurzel biegt frühzeitig seitwärts um. Selbst auf tiefgründigen, leicht durchwurzelbaren Böden dringt sie kaum tiefer als 50 cm in den Boden ein (Abb. 78). Auch in schattigen Tieflagen bleibt die Durchwurzelung der obersten Bodenschichten vorherrschend. Die Polwurzel erreicht mit einer kleinen Gruppe von Seitenwurzeln zwar noch Tiefen bis über 1 m, doch bleibt im Vergleich zur Gesamtbewurzelung das Tiefenstreben gering (Abb. 79).

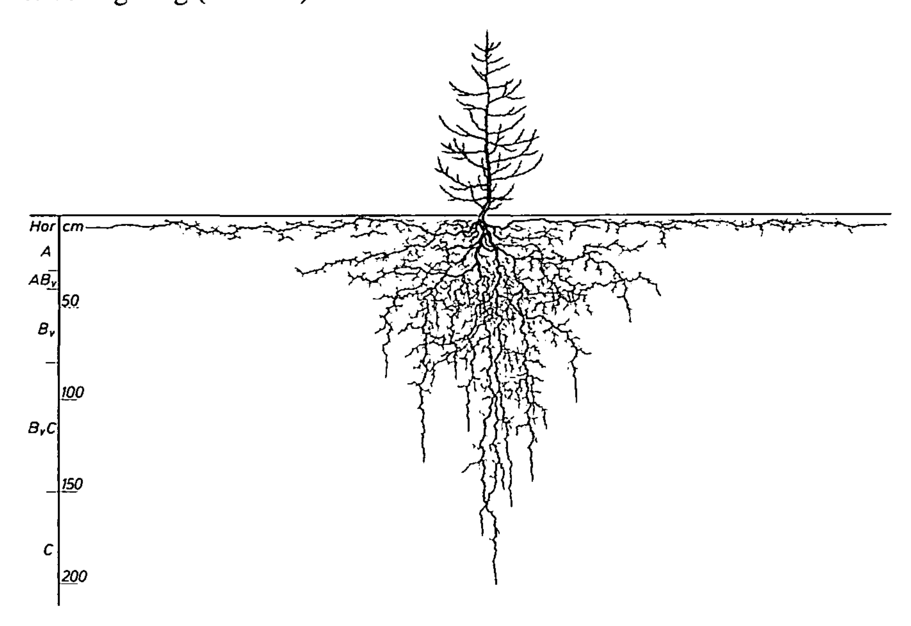


Abb. 77: Europäische Lärche *Larix decidua* ssp. *decidua*, in einem Lärchen - Fichten-Wald an einem warmen windgeschützten Südhang auf Braunerde über Kalkglimmerschiefer, Schachnern bei Heiligenblut, 1525 m NN. Hor.: A moderig humoser lehmiger Sand, steinig, locker, AB_v schwach humoser lehmiger Sand, steinig, locker, B_vC lehmiger Sand, stark steinig, C Schutt und Grus, dazwischen lehmiger Sand.

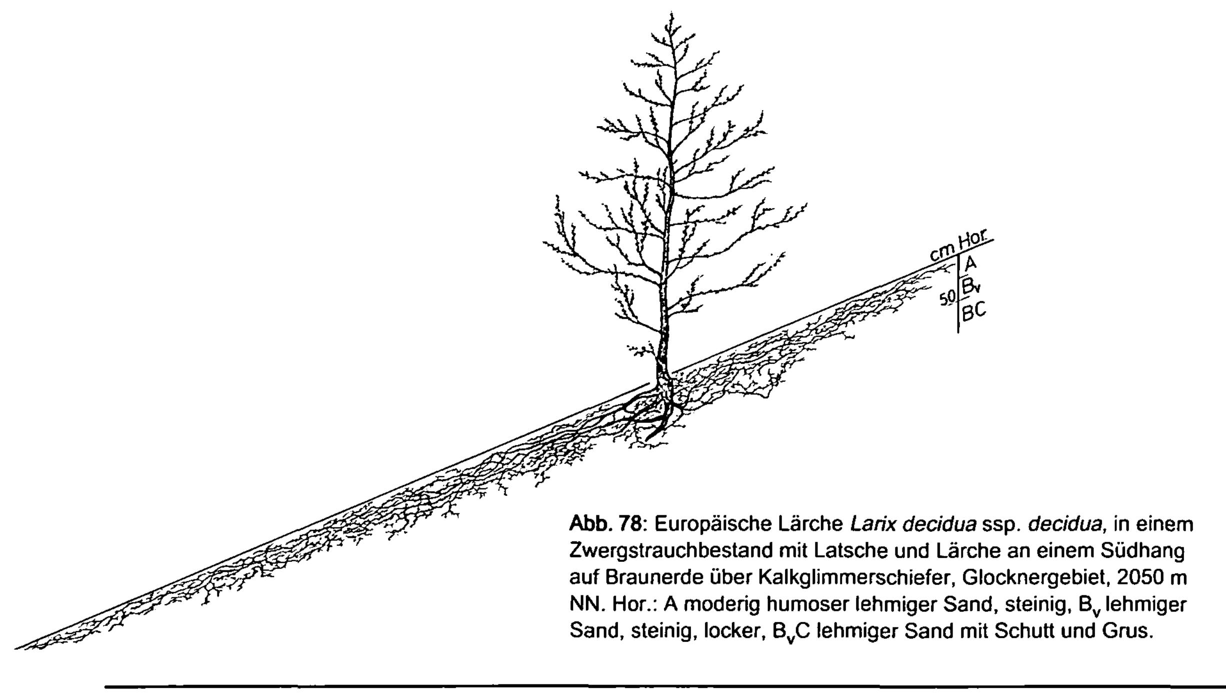


Abb. 78: Europäische Lärche *Larix decidua* ssp. *decidua*, in einem Zwergstrauchbestand mit Latsche und Lärche an einem Südhang auf Braunerde über Kalkglimmerschiefer, Glocknergebiet, 2050 m NN. Hor.: A moderig humoser lehmiger Sand, steinig, B_v lehmiger Sand, steinig, locker, B_vC lehmiger Sand mit Schutt und Grus.



Abb. 79: Europäische Lärche *Larix decidua* ssp. *decidua*, in einem Fichten - Lärchen-Mischwald an einem Nordhang auf Braunerde über Phyllit, östlich Klagenfurt, 550 m NN. Hor.: A schwach humoser sandiger Lehm, krümelig, B_v sandiger Lehm, steinig, BC sandiger Lehm, stark steinig.

Die **Zirbe** *Pinus cembra* ssp. *cembra* (Abb. 80, 81) ist der frosthärteste Nadelbaum der Alpen. Sie bildet daher die oberste Baumgrenze. An ihrer Obergrenze sinkt das Julimittel bis 7,5° und das Sommermittel (VI-VIII) bis 6° ab (ZOLLER, 1981). Die Zirbe bevorzugt wie die Lärche lufttrockene, sonnige Lagen. In wärmere Lagen kann sie der Lärche nicht folgen. In den Alpentälern herrscht oft in sonnseitigen Lagen die Lärche und in schattseitigen Lagen die Zirbe vor. Das gilt auch für die sibirische Form *Pinus sibirica* in Zentralasien. Berggebiete mit Lärchen - Zirben-Wäldern sind immer kühler als jene mit Lärchen- oder Lärchen - Fichten-Wäldern ohne Zirbe. Noch mehr als die Lärche bevorzugt sie stärker wasserdurchlässige Böden. Deshalb wächst sie im Subalpin vorwiegend im Bereich von Hangrücken auf steinigen Böden oder auf herausragenden Felsblöcken. Auf diesen dringen ihre Wurzeln auch tiefer in Erdtaschen zwischen den Steinen ein. Dieses größere Tiefenstreben auf herausragenden Gesteinspartien führte zur Annahme, daß die Zirbe ein Tiefwurzler sei. Auf feinerdereicheren Böden erweist sie sich in der subalpinen Stufe als ausgesprochener Flachwurzler. Dies selbst dann, wenn die Böden durchsteint und daher stauwasserfrei und ausreichend durchlüftet sind. Der in Abb. 81 dargestellte Baum wuchs auf pseudovergleyter Braunerde über Silikatschutt und -grus, die bereits ab 30 cm Tiefe stärker durchsteint ist. Die Wurzeln breiten sich in den oberen, feinerdereicheren Schichten weit seitwärts aus. Die langen, dünnen Wurzeln verlaufen sogar im Rasenfilz, ohne in den Boden einzudringen. Die Polwurzel ist nur ein kurzer Zapfen, der sich spaltet und sich in viele Seitenwurzeln verzweigt. Im Bereich der dickeren Wurzelabschnitte enden die Seitenwurzeln in einer Tiefe von 30 bis maximal 60 cm unter Bildung eines Bündels von Seitenwurzeln, die sich flach ausbreiten. Selbst am Rande einer Straßenböschung erreichen die Wurzeln von Jungpflanzen auf lockeren Böden keine größeren Tiefen. Die Polwurzel biegt bereits in einer Tiefe von 20-30 cm seitwärts um. Sie breitet sich mit ihren Seitenwurzeln ebenfalls in den oberen Bodenschichten aus (Abb. 82).



Abb. 80: Zirben – Lärchenwald, in Südlage, auf Kalk, Dürnstein, Südtirol. Foto: Lichtenegger

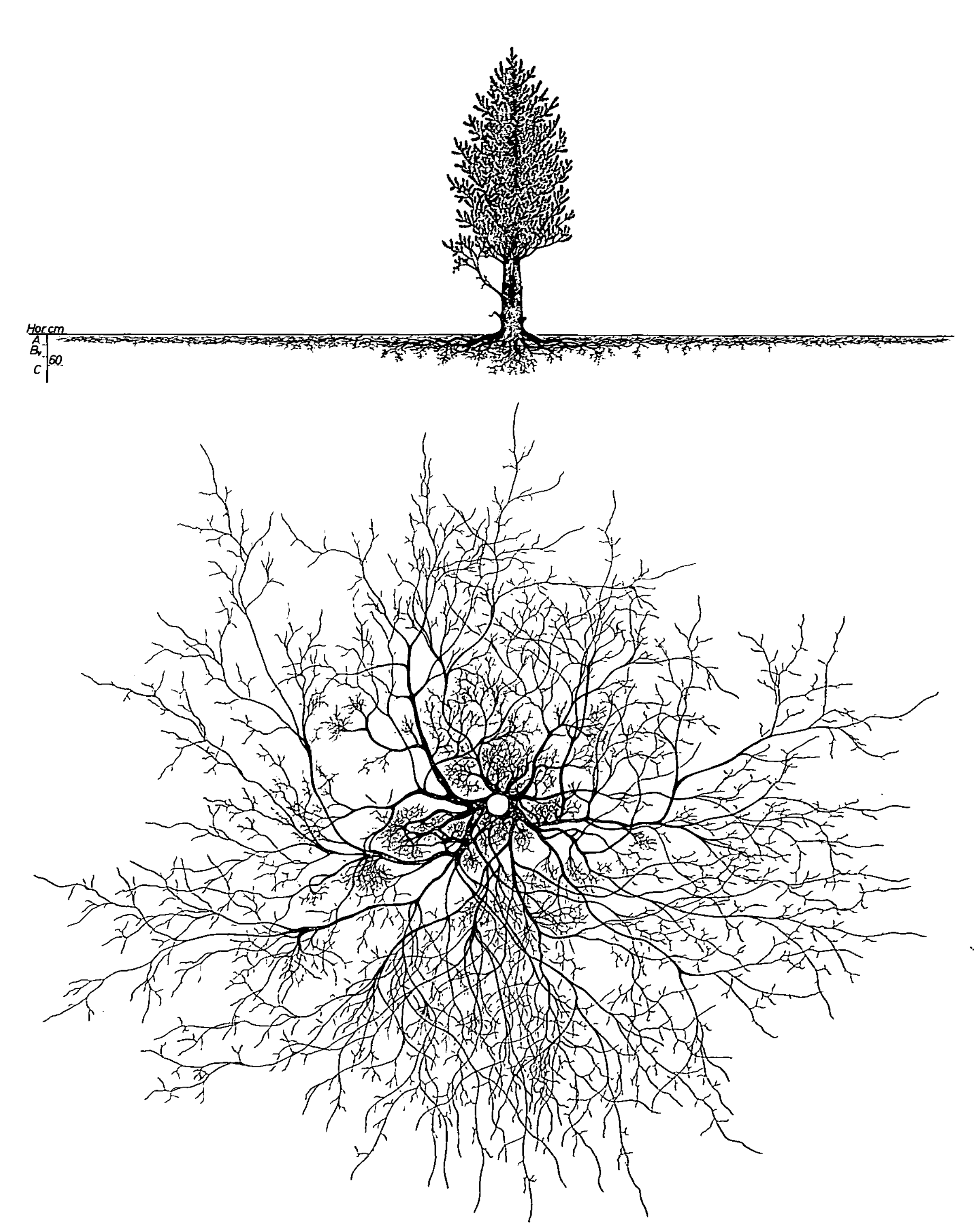


Abb 81: Zirbe *Pinus cembra* ssp. *cembra*, in einem teilweise von *Juniperus communis* ssp. *alpina* und *Vaccinium myrtillus* überwucherten Borstgrasrasen mit einzelnen Zirben an einem wenig geneigten Südhang auf pseudovergleyter Braunerde über Phyllit, Nockberge, 1850 m NN. Hor.: A 0-10 cm stark moderig humoser schluffiger Lehm, AP - 15 cm schwach humoser fahlfleckiger schluffiger Lehm, PB_v - 20 cm schluffiger Lehm, rostfleckig, B_v - 30 cm schluffiger Lehm, steinig, BC schluffiger Lehm, stark steinig.

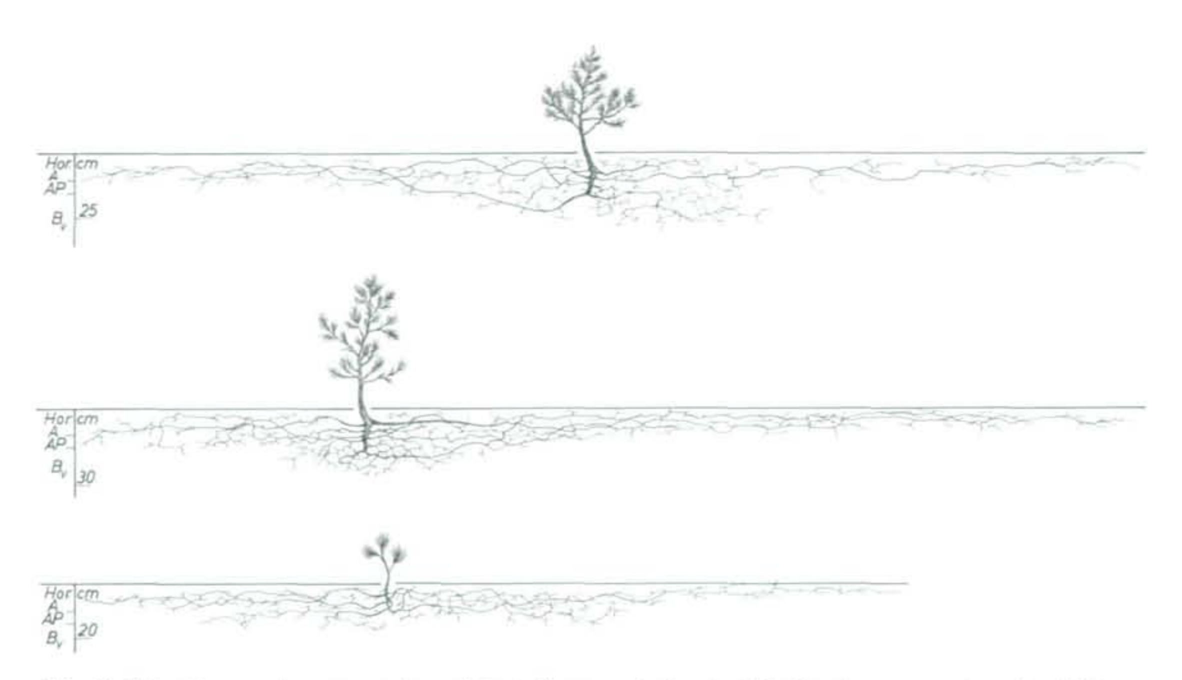


Abb. 82: Zirbe *Pinus cembra* ssp. *cembra*, mit Rost-Alpenrose stark verheideter Borstgrasrasen mit vereinzelt Zirbe, auf pseudovergleyter Braunerde über Phyllit, Nockberge, 1850 m NN, Hor.: A moderreicher schluffiger Lehm, AP humoser schluffiger Lehm, rostfleckig, B_v schluffiger Lehm, steinig, locker.



Abb. 83: Krummholz auf nicht waldfähigem Standort. **Links:** Latsche *Pinus mugo*, in trockenen Erosionsrinnen und auf Felsen, Lechtaler Alpen. **Rechts:** Grünerle *Alnus viridis*, auf sickerfeuchtem Hang, Val d' Isere.
Fotos: Lichtenegger

Das **Krummholz** nimmt in den Alpen bei bestandbildendem Vorkommen Standorte ein, auf denen der Wald nicht mehr aufkommen kann (Abb.83). Gründe dafür sind innerhalb des Waldgürtels u.a. zu hoher Grundwasserstand, zu steiles Gelände, zu nährstoffarme, zu wenig wasserhaltende oder zu rutschgefährdete Böden. Dazu kommen oberhalb der Waldgrenze zu starker Schneeschub, zu lange Schneebedeckung, zu kurze Vegetationszeit und zu starker Frost. Zwar ist auch das Krummholz nicht frosthärter, doch hilft ihm dank seines niedrigen Wuchses die Schneebedeckung über die kalte Zeit hinweg.

Das Vorkommen der **Latsche** *Pinus mugo* ssp. *mugo* (Abb. 84) reicht von der montanen Stufe bis in den oberen Bereich der subalpinen Stufe. Nach BIEBL (1962) ist ihre mittlere Frosthärte mit -34,8° bis -35,2° geringer als jene der Fichte mit -36,0° bis -38,0° und vor allem als jene der Zirbe mit -42,0° bis -47,0°. Ihr Vorkommen oberhalb der Baumgrenze der Zirbe ist nur möglich, weil sie durch Schneebedeckung besser vor Frost geschützt ist. Wo kein ausreichender Schneeschutz vorhanden ist, wie an windgefegten Hangrücken und Kuppen, kann sie nicht aufkommen. Aber auch in windgeschützten Lagen kann die Latsche in schneearmen, kalten Wintern arg "verbrannt" werden und als Folge davon absterben. Im Waldgürtel besiedelt sie nicht mehr waldfähige Standorte wie magere, moorige Flächen und vor allem Felsfluren und Schutthalden, auf denen sie große Felder bilden kann. Mit ihrem kriechenden, auf Steilhängen meist hangabwärts gerichteten Stamm kann sie auf wenig gefestigtem Schutt in begrenztem Umfang Schuttbewegungen folgen. Dank ihrer Fähigkeit zu fortschreitender Verzweigung kann sie auch von Schutt überlagert werden. Mit ihrer reichen sproßbürtigen Bewurzelung, der weiten Ausbreitung der Wurzelstränge und ihrer reichen Feinverzweigung trägt die Latsche wesentlich zur Bodenfestigung bei.

Auch das Vorkommen der **Grünerle** *Alnus viridis* (Abb.85) reicht von der montanen bis in den oberen Bereich der subalpinen Stufe. Der Schwerpunkt ihres Auftretens liegt aber in der subalpinen Stufe. In sickerfeuchten, schneereichen Mulden und in Grabeneinhängen kann sie große zusammenhängende Bestände bilden. Im feuchtesten Bereich überschneidet sich ihr Vorkommen mit jenem der Arten der Hochstaudenfluren. Das Alnetum viridis gilt daher als Gesellschaft des Adenostylion, der hochmontanen und subalpinen Hochstaudenfluren. In schneereichen Gebieten der Westalpen kann sie oberhalb der Waldgrenze einen breiten Krummholzgürtel bis hinauf zum Fuß der Felsgrate bilden. Wenn sie zusammen mit der Latsche auf blockschuttreichen Hängen vorkommt, wächst sie in den feuchteren Vertiefungen, während die Latsche die steinigen, sickerwasserfreien Erhöhungen überzieht. Die Grünerle ist ein ausgezeichneter Bodenverbesserer. Ihre Wurzelknöllchen tragen zur Stickstoffanreicherung im Boden bei. Das Laub ist leicht verrottbar. Es führt im mineralstoffreichen Boden zum Aufbau oft mächtiger Humushorizonte. Die Fruchtbarkeit der ständig feuchten, nährstoffreichen Grünerlen-Standorte, die nur durch die tiefen Temperaturen vermindert wird, zeigt sich deutlich in dem üppigen Wachstum der Hochstauden, die unter den Grünerlen vorkommen. Auf den mageren Standorten der Latschen dagegen ist der Unterwuchs kümmerlich.

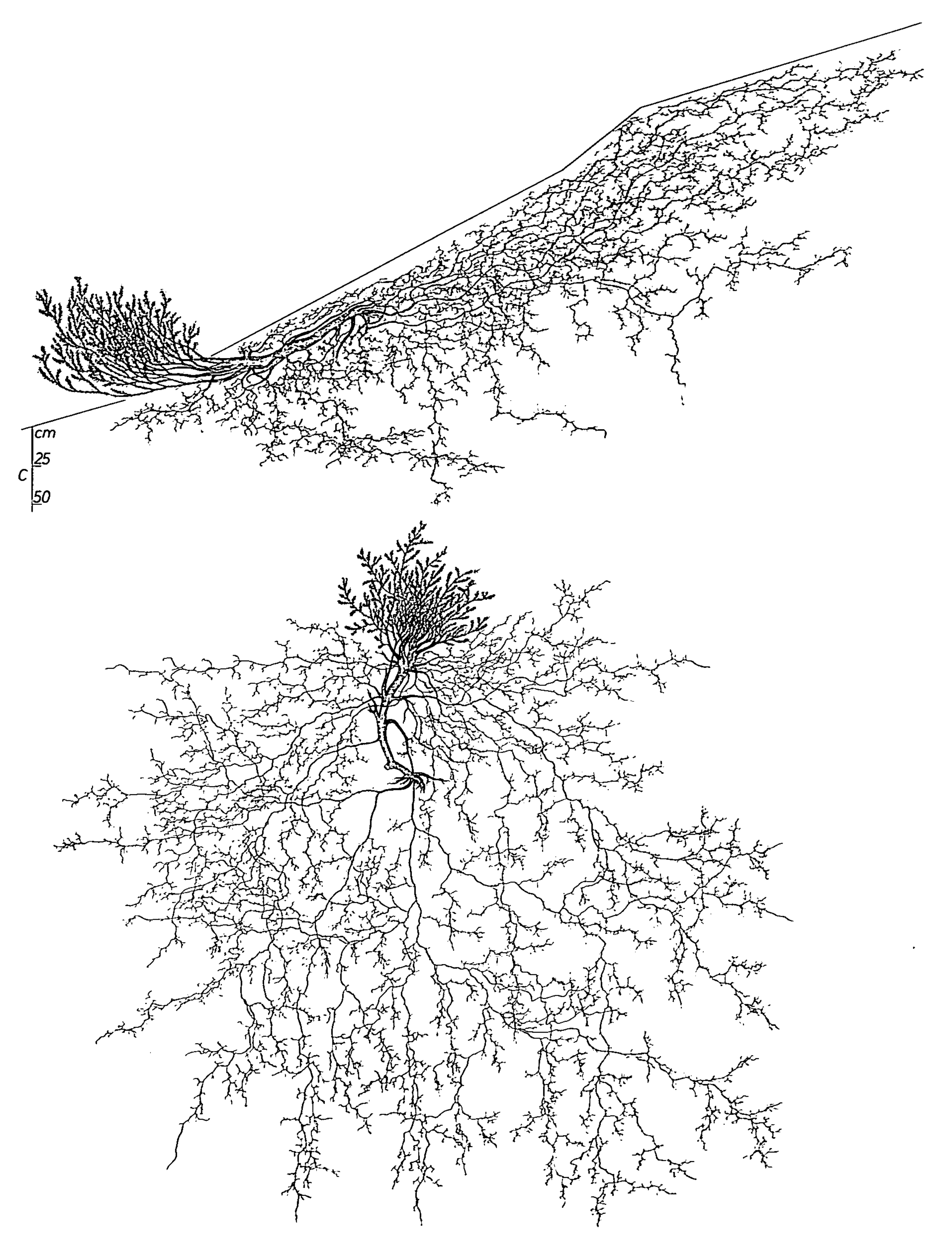


Abb. 84: Latsche *Pinus mugo* ssp. *mugo*, auf südseitiger Kalkschutthalde, Villacher Alpe, 1930 m NN. Hor.: C Kalkschutt und -grus.

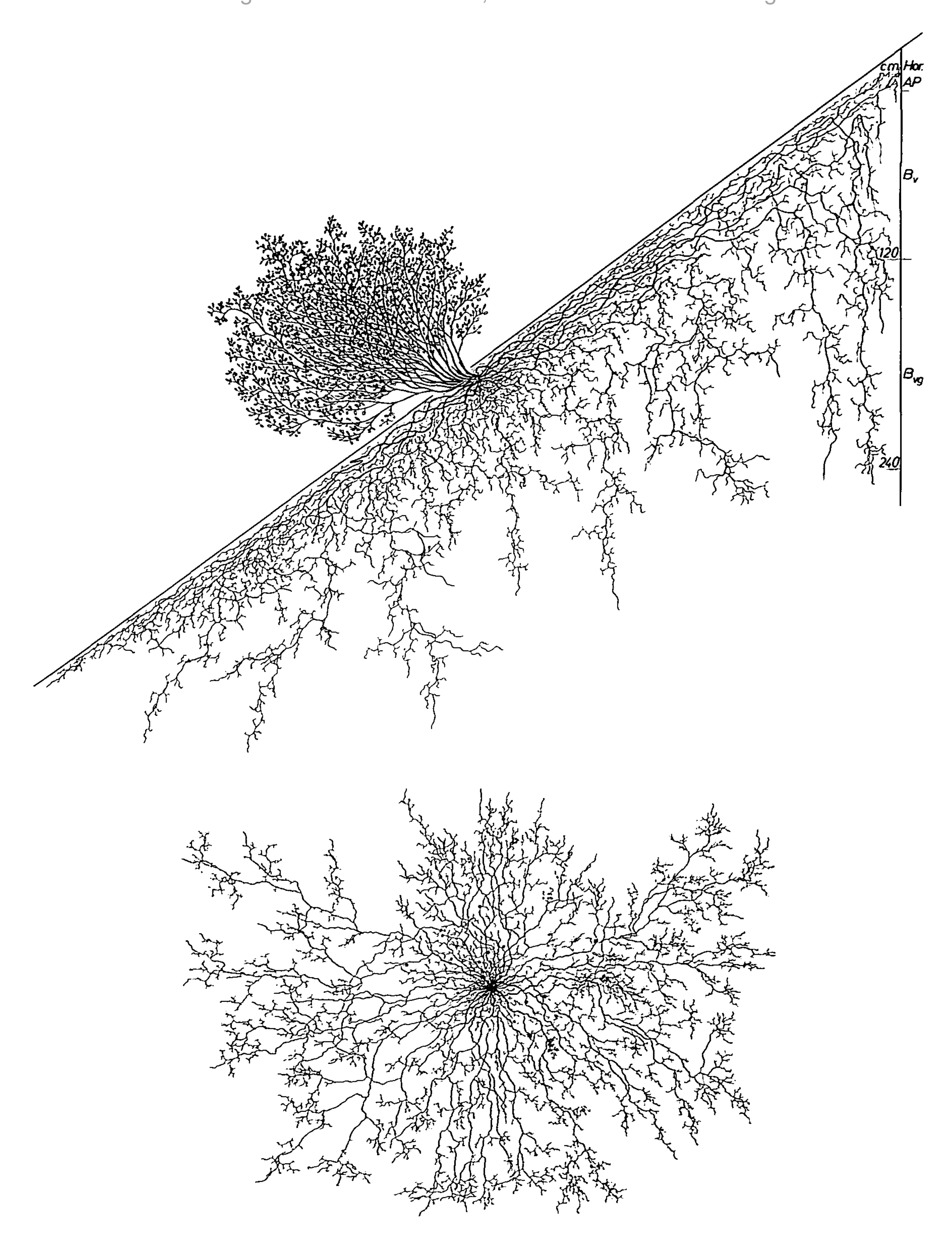


Abb. 85: Grünerle *Alnus viridis,* auf einem sickerfeuchten, schneereichen SW-Hang in einem Grünerlenbestand auf pseudovergleyter kolluvialer Braunerde, Glocknergebiet, 1850 m NN, Hor.: A humoser sandiger Lehm, schwach krümelig, AP schwach humoser sandiger Lehm, fleckweise gebleicht, locker, schwach steinig, B_v sandiger Lehm, steinig, locker, B_{vg} sandiger Lehm, ab 120 cm sickerfeucht, rostfleckig.

Die **Zwergsträucher** sind als „Rohhumuspflanzen" bei starkem Auftreten stets ein Zeichen gehemmter Humusmineralisierung. Im Waldgürtel ist es vorwiegend die Beschattung, die als Folge der geringeren Bodenerwärmung die Zersetzung des Bestandesabfalles verzögert. Unvollständig verrotteter Humus fördert die Bodenversauerung. Diese führt über die Hemmung des Bodenlebens zu weiterer Verzögerung des Humusabbaues. Die damit eingeleitete Anreicherung unvollständig zersetzter organischer Substanz hemmt den Gras- und Krautwuchs und begünstigt das Aufkommen der Zwergsträucher. Mit ihrem Besatz an Wurzelpilzen fördern sie den Humusabbau. Sie können so selbst auf sauren Böden relativ üppige Bestände bilden. Oberhalb des Waldgürtels, wo infolge der stark aufgelichteten Baumbestände die Bodenoberfläche wenig oder nicht beschattet wird, ist es die verminderte Bodenerwärmung, die schließlich zum gleichen Ergebnis führt. Demnach bilden die Zwergsträucher in den Alpen im Waldgürtel den wenigstens teilweise beschatteten Unterwuchs und oberhalb des Wald- und Krummholzgürtels den mehr oder weniger deutlich ausgeprägten Zwergstrauchgürtel. Die keineswegs frostharten Zwergsträucher können dank ihres niedrigen Wuchses im Schutz der Schneedecke die strengen Frostperioden überdauern. Abgelöst werden die Zwergstrauchbestände auf stark windgefegten, schneearmen Höhenrücken und in Gipfelfluren durch die Gesellschaften der Windkanten und in den schneereichen Mulden durch krautreiche Rasen oder durch Hochstaudenbestände.



Abb. 86: Subalpine Zwergstrauchheide mit vorwiegend Rost-Alpenrose *Rhododendron ferrugineum* im Bereich der Baumgrenze mit Zirbe *Pinus cembra*. Vorne: Teichverlandung mit Schnabel-Segge *Carex rostrata*. Nockberge. Foto: Lichtenegger

Der **Kugel-Ginster** *Genista radiata* (Abb. 87, 88) kommt in den niederschlagsreichen Südalpen im Schneeheide - Kiefern-Wald, teilweise mit Latschen-Unterwuchs, in stark aufgelichteten Beständen auf Kalkschutt massenhaft vor. Oberhalb der Waldgrenze wächst er vereinzelt auf auslaufenden Schuttfächern in Kalkmagerrasen. Die Polwurzel ist stets kräftig entwickelt. Sie verliert aber bald ihre Vorwüchsigkeit, indem sie sich in annähernd gleich starke Seitenwurzeln verzweigt. Diese breiten sich im steinigen Boden unter Bildung vieler Windungen vorwiegend seitwärts aus. Entlang dem niederliegenden Teil der Sproßtriebe entstehen Sproßwurzeln, die zu starken Strängen heranwachsen können.

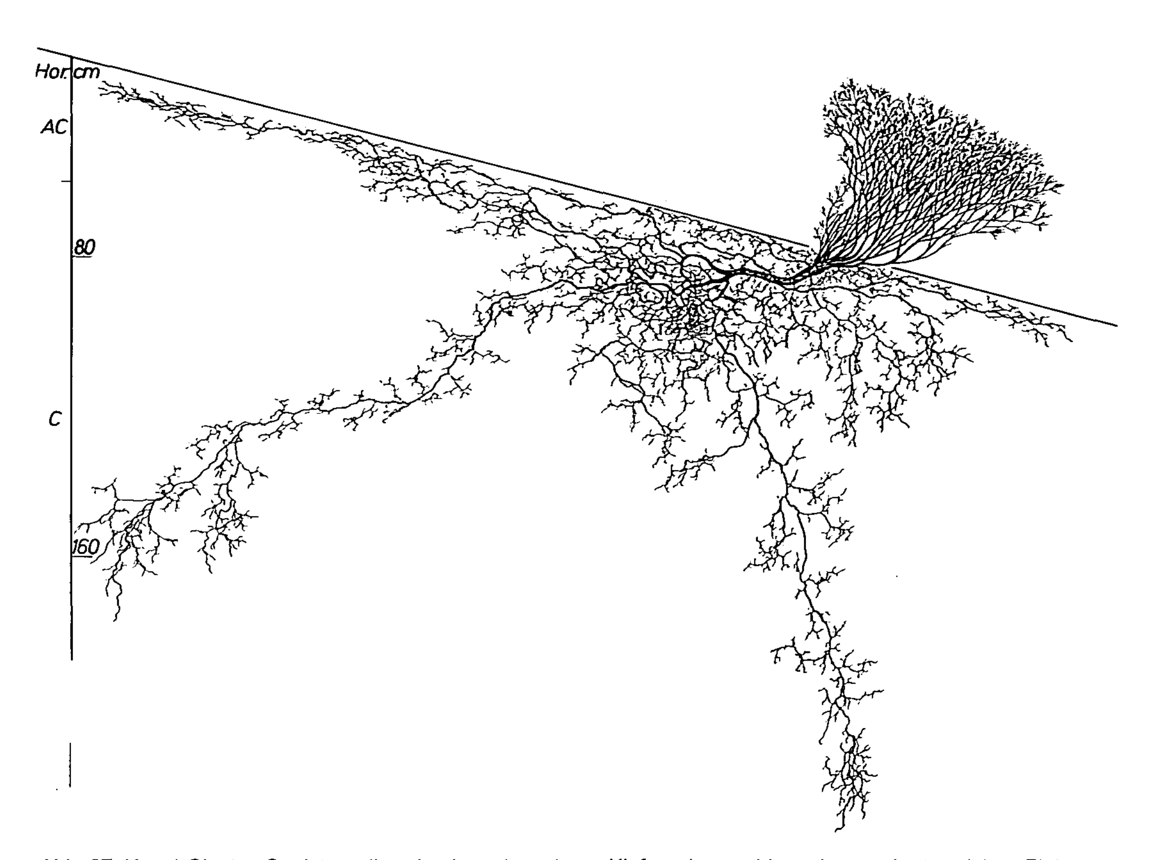


Abb. 87: Kugel-Ginster *Genista radiata,* in einem Latschen - Kiefern-Jungwald an einem schotterreichen Einhang eines Wildbaches auf Initial-Rendsina, Raibler See, Julische Alpen, 979 m NN. Hor.: AC Moder zwischen Kalkgrus und -schutt, C Kalkschutt und -grus.

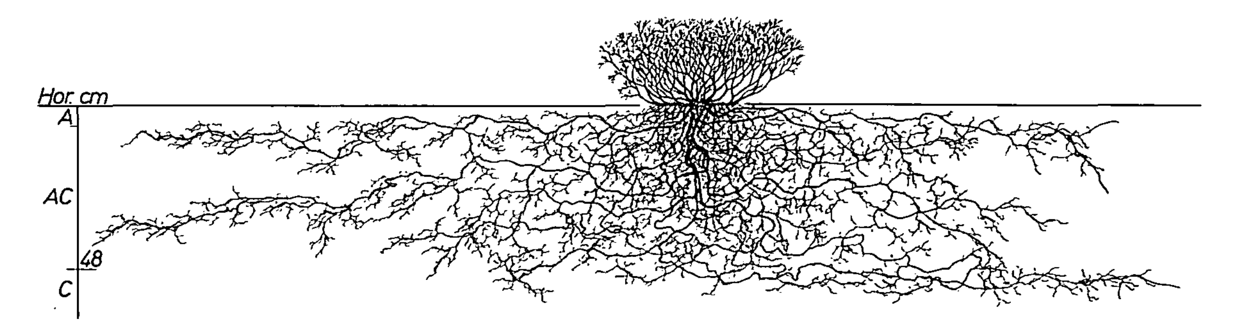


Abb. 88: Kugel-Ginster *Genista radiata,* am Südhang eines auslaufenden Schuttkegels in einem Blaugrasrasen auf Rendsina, Pecol-Alm, Julische Alpen, 1850 m NN. Hor.: A stark humoser Schluff mit Kalkgrus, AC Feinmoder zwischen Kalkgrus und -schutt, C Kalkschutt und -grus.

Die **Schneeheide** oder Frühlingsheide *Erica herbacea* (Abb. 89) hat ihre Hauptverbreitung in lichten Schneeheide - Kiefernwäldern über kalkhaltigem Gestein. Sie gilt deshalb als Kennart der Erico-Pinetalia. In der subalpinen Stufe wächst sie oft nahezu bestandbildend auf ruhendem Kalkschutt und inselweise in Blaugrasrasen auf Stellen mit anstehendem Gestein. Von der gestauchten Grundachse gehen mehrere, im Boden hinkriechende Sproßtriebe aus, die unter starker Verzweigung Scheiben oder Polster von Laubtrieben bilden. Die im Boden kriechenden Sproßtriebe bewurzeln sich sproßbürtig. Einzelne längere Sproßtriebe können bereits im Boden Büschel von Laubtrieben bilden. An ihrem Grunde entspringen gehäuft zahlreiche sproßbürtige Wurzeln. Es ist denkbar, daß diese Sproßbüschel nach Trennung von der Mutterpflanze zu selbständigen Sproßpolstern heranwachsen. Das herdenweise Auftreten der Schneeheide wäre damit erklärbar. In den steinigen Böden, die sie besiedelt, ist die Polwurzel kaum vorwüchsig. Sie verzweigt sich frühzeitig in kräftige Seitenwurzeln, mit denen sie sich in den humosen Bodenschichten weit seitwärts ausbreitet. In den höheren Lagen erreichen die Wurzeln nur geringe Tiefen.

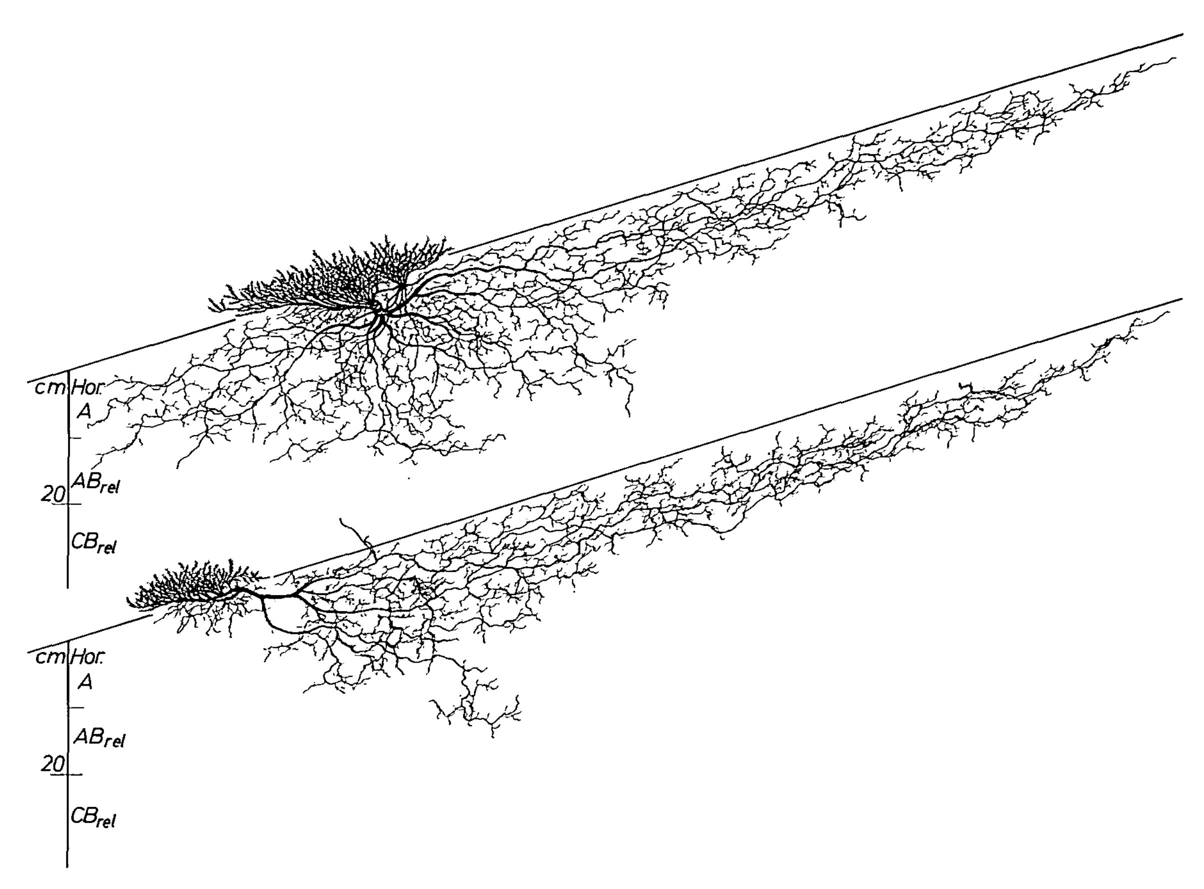


Abb. 89: Schneeheide *Erica herbacea*, am Südhang eines Blaugrasrasens auf Braunlehm zwischen Kalkschutt, Villacher Alpe, 1890 m NN. Hor.: A feinmoderreicher toniger Lehm, durchsetzt mit Kalkgrus. AB_{rel} schwach humoser, schluffiger, toniger Lehm, durchsetzt mit Kalkschutt und -grus, CB_{rel} schluffiger toniger Lehm zwischen Kalkschutt und -grus. Pflanzenbestand: 3 *Sesleria albicans*, 2 *Erica herbacea*, 1 *Carex sempervirens*, *Scabiosa lucida*, *Silene vulgaris* ssp. *glareosa*, *Asperula aristata* u.a.

Die **Besenheide** oder Herbstheide *Calluna vulgaris* wächst in basenarmen lichten Laub- und Nadelwäldern. In großen Herden bestandbildend wird sie aber erst bei voller Belichtung auf humussauren Böden nach Waldverwüstung sowie auf Zwischen- und Hochmooren. In der subalpinen Stufe führt sie auf sonnseitigen Hangrücken mit geringer Schneebedeckung zu starker Verheidung oberbodentrockener Borstgrasrasen. In den schneereichen, feuchteren Mulden tritt sie zurück. Wegen ihres Vorkommens auf sehr verschiedenen humussauren Standorten gilt sie als Kennart der Nardo-Callunetea, der Gesellschaften der Borstgrasrasen und Heiden. Die Sproß- und Wurzelbildung der Besenheide ist vielgestaltig und daher anpassungsfähig. Ihre Vielgestaltigkeit ergibt sich aus der Bildung verschieden langer Sproßtriebe sowie aus der verschiedenen Lage und verschieden starken Ausbildung der Polwurzel.
Auf wenig bewachsenen, in den oberen Schichten trockeneren Böden sind die Sproßtriebe relativ kurz und die Laubtriebe zu Polstern verdichtet. Die Polwurzel wächst mit ihren Verzweigungen meist abwärts. In dichten, oberbodenfeuchten Beständen entstehen lang hinkriechende Sproßtriebe. Die Laubtriebe breiten sich zu Herden aus. Die Polwurzel ist meist seitwärts verlaufend oder fehlend.
In warmen Gebieten ist die Polwurzel auf trockeneren Böden stark entwickelt. Die Bewurzelung erstreckt sich mehr auf die mittleren und tieferen Bodenschichten.

Im Kärntner Becken erfolgt die stärkste Durchwurzelung auf schotterreicher Braunerde in einer Tiefe von 40-70 cm (KUTSCHERA & LICHTENEGGER, 1992). In kühlen Gebieten erfolgt vorwiegend die Durchwurzelung der oberen Bodenschichten. In Schweden dringt die Polwurzel als verdickter Strang zwar noch senkrecht in den Sandboden ein. Sie verjüngt sich aber rasch und verzweigt sich dabei in nahezu gleich starke Seitenwurzeln. Mit diesen durchwurzelt sie den Sandboden bis zu einer Tiefe von ca. 40 cm. Dabei ist die seitliche Ausbreitung der Wurzeln größer als ihr Tiefenstreben (Abb. 90).

Auf Moorboden wurden in Schweden nur lang hingestreckte Sproßtriebe gefunden, die sich sproßbürtig bewurzeln. Die langen Sproßtriebe sorgen für eine herdenartige Ausbreitung der Laubtriebe (Abb. 91). Die große Feinverzweigung der Wurzeln, die auf Mineralböden stattfindet, wird auf Moorböden nicht erreicht.

In der subalpinen Stufe bilden sich im dichten Borstgrasrasen unter Flur lange Sproßtriebe, die sich fächerförmig weiter in Kriechtriebe verzweigen. Endwärts bilden sie Büschel aufstrebender Laubtriebe, die sich in Herden ausbreiten. Am Grunde der Büschel häufen sich sproßbürtige Wurzeln. Die Polwurzel, soferne sie zu finden ist, verläuft seitwärts. Zusammen mit ihren Seitenwurzeln ist ihr Anteil an der Gesamtbewurzelung oft schon geringer als jener der sproßbürtigen Wurzeln (Abb. 92). Auf einer wenig bewachsenen, südseitigen Wegböschung sind die Sproßtriebe infolge des trockeneren Oberbodens kürzer. Die Laubtriebe bilden daher ein flaches Polster. Die Polwurzel ist zwar stärker entwickelt, aber ebenfalls flachstreichend. Mit ihren seitwärts verlaufenden Seitenwurzeln hat sie im Vergleich zur Pflanze im Borstgrasrasen einen viel größeren Anteil an der Gesamtbewurzelung als die wenig entwickelten Sproßwurzeln (Abb. 93).

Dies bestätigt die langjährigen Beobachtungen, daß höhere Oberbodenfeuchte die Verlängerung der Kriechtriebe begünstigt und damit die sproßbürtige Bewurzelung fördert.

Abb. 90: Besenheide *Calluna vulgaris*, in einem lichten Kiefernwald auf sandigem Podsol, Jädraas, Schweden, SH 200 m. Hor.: O_f Rohhumusauflage, E gebleichter Sand, B_s rostroter Sand, C gelbbrauner Sand.

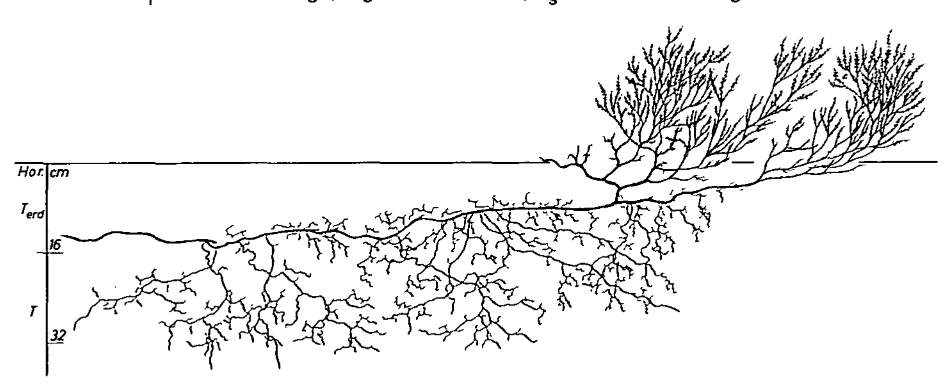


Abb. 91: Besenheide *Calluna vulgaris*, auf Hochmoor, Jädraas, Schweden, SH 200 m. Hor.: T_{erd} vererdeter Torf, T Torf.

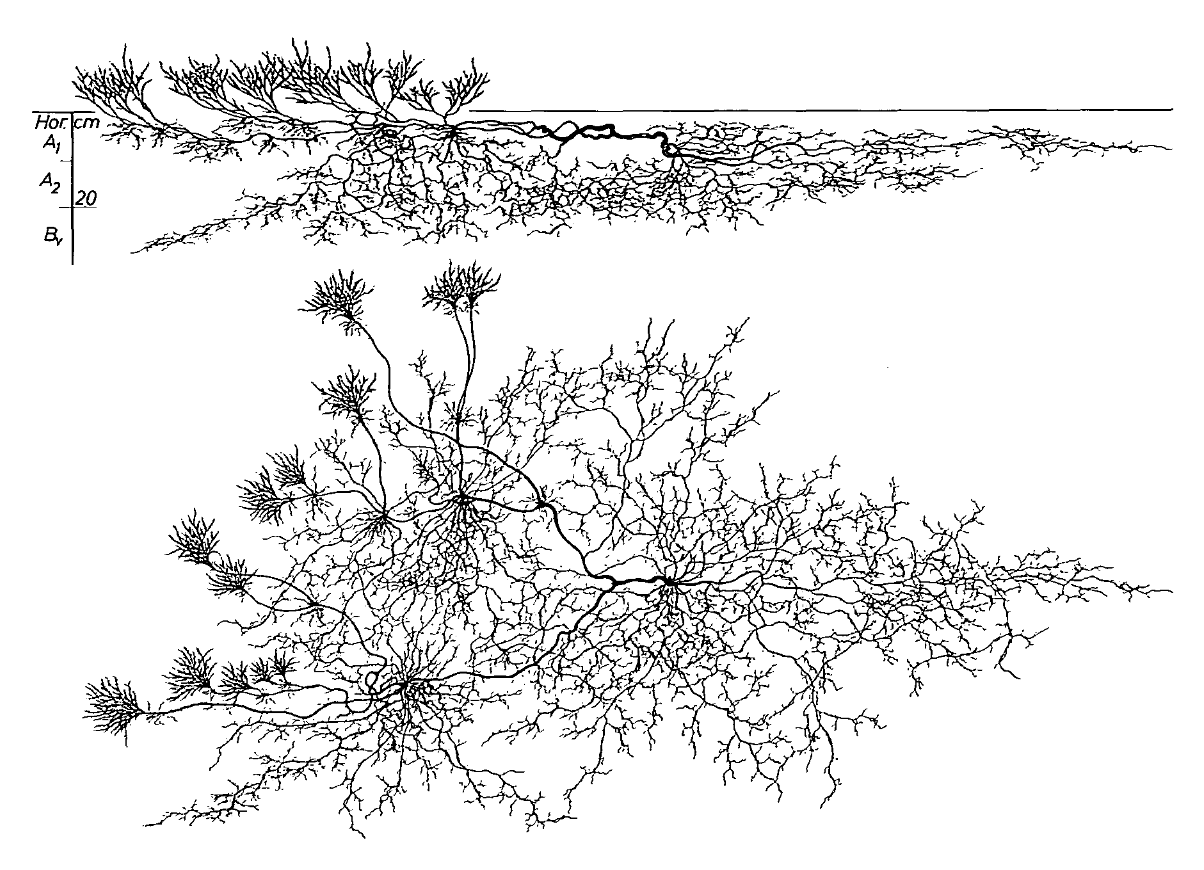


Abb. 92: Besenheide *Calluna vulgaris,* in einem nach Süden geneigten Borstgrasrasen auf Braunerde, Gerlitze bei Villach, 1600 m NN. Hor.: A_1 stark moderhumoser sandiger Lehm, locker, A_2 humoser, sandiger Lehm, locker, B_v sandiger Lehm, schwach steinig.

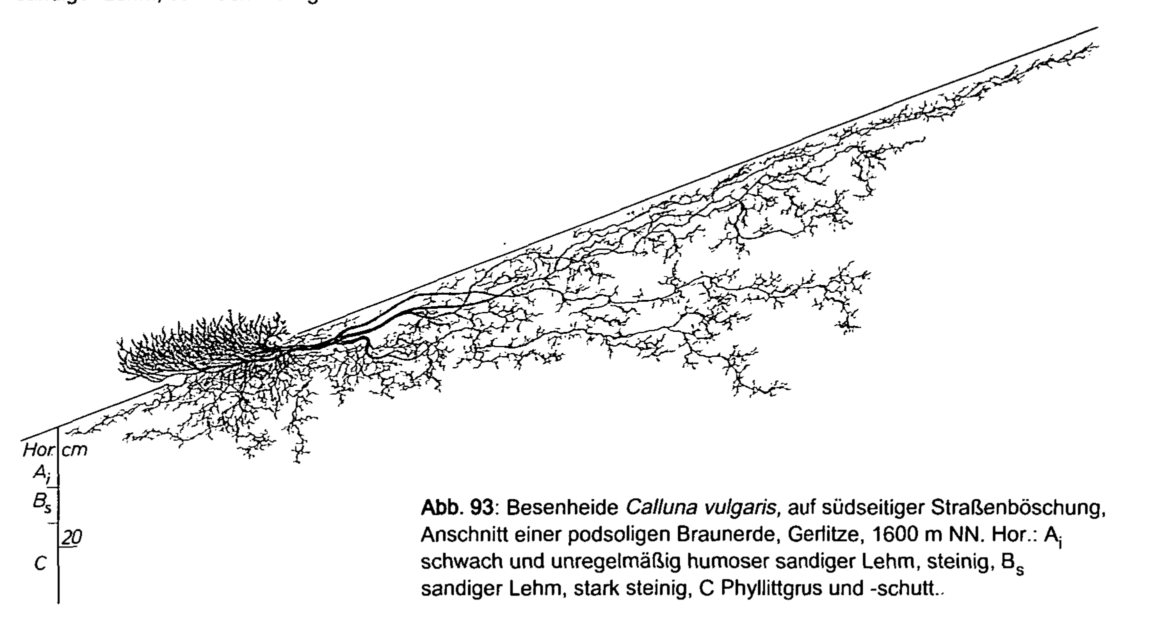


Abb. 93: Besenheide *Calluna vulgaris,* auf südseitiger Straßenböschung, Anschnitt einer podsoligen Braunerde, Gerlitze, 1600 m NN. Hor.: A_i schwach und unregelmäßig humoser sandiger Lehm, steinig, B_s sandiger Lehm, stark steinig, C Phyllittgrus und -schutt..

Die **Heidelbeere** *Vaccinium myrtillus* erreicht ihren Verbreitungsschwerpunkt in subozeanischen Gebieten. Sie erträgt mehr Schatten, aber weniger Trockenheit als die Preiselbeere. Im Waldgürtel wächst sie vorzugsweise im Halbschatten lichter Nadelwälder auf frischen, humussauren Böden, auf denen sie als Rohhumusbildner selbst zur Versauerung beiträgt. Sie gilt deshalb als Kennart der Piceetalia. In der subalpinen Stufe bevorzugt sie wie die Rost-Alpenrose die schneereicheren Muldenlagen. Sie hat von den europäischen Heidekrautgewächsen die dünnsten Blätter und ist deshalb oberhalb der Waldgrenze am meisten auf Schneeschutz angewiesen. Bei zu geringem Schneeschutz wird sie von der Alpen-Nebelbeere *Vaccinium gaultherioides* abgelöst. Das knapp unter Flur weit hinkriechende, sympodial verzweigte Sproßsystem bildet nur an jüngeren Abschnitten aufsteigende Laubtriebe. Die Kriechsprosse sind über ihre ganze Länge bewurzelt. Die Polwurzel ist nur bei jüngeren Pflanzen noch zu finden (Abb. 94). Sie verzweigt sich schon bald nach dem Wurzelhals in gleich kräftige Seitenwurzeln, die sich mit ihr in den humosen Bodenschichten ausbreiten. Auch jüngere Pflanzen haben bereits lang hinkriechende Sproßtriebe, die endwärts aufsteigende Laubtriebe bilden. Die ältere Pflanze, die ebenfalls in der subalpinen Stufe freigelegt wurde, hat sich längst vom Mutterstock gelöst (Abb. 95). An ihr ist besonders schön die sympodiale Verzweigung zu sehen, die darin besteht, daß jeweils der Seitensproß in Richtung der abgestorbenen Grundachse weiterwächst. Weiters ist zu sehen, daß die Wurzeln entlang der älteren Achsenabschnitte stärker sind und sich in längere Seitenwurzeln verzweigen. Der Tiefgang der Wurzeln ist bei beiden Arten in den wenig erwärmten alpinen Böden gering. Die in Schweden in 200 m Seehöhe auf Hochmoor über Podsol freigelegte Pflanze wurzelt wesentlich tiefer. Die Bewurzelung beschränkt sich aber ebenfalls auf die humosen Bodenschichten (Abb. 96). Die Laubtriebe sind grün, die Grundachsen sind braun bis violettbraun und die alten Wurzeln sind dunkel- bis schwarzbraun.

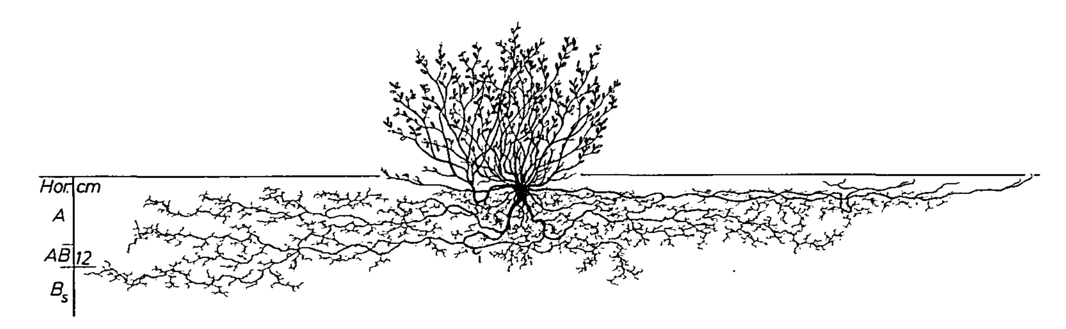


Abb. 94: Heidelbeere *Vaccinium myrtillus*, in einem stark verheideten Borstgrasrasen auf podsoliger Braunerde, Gerlitze bei Villach, 1590 m NN. Hor.: A feinmoderreicher, schluffiger, sandiger Lehm, locker, AB schwach humoser schluffiger, sandiger Lehm, schwach steinig, B_s schluffiger Lehm, rostbraun, schwach steinig.

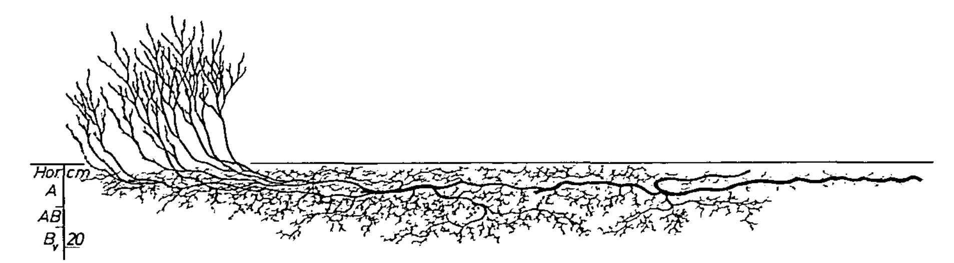


Abb. 95: Heidelbeere *Vaccinium myrtillus*, in einem stark verheideten Borstgrasrasen in Muldenlage auf Braunerde, Nockberge, 1850 m NN. Hor.: A feinmoderreicher schluffiger, sandiger Lehm, locker, AB schwach humoser, schluffiger, sandiger Lehm, locker, B_v schluffiger, sandiger Lehm, locker, schwach steinig.

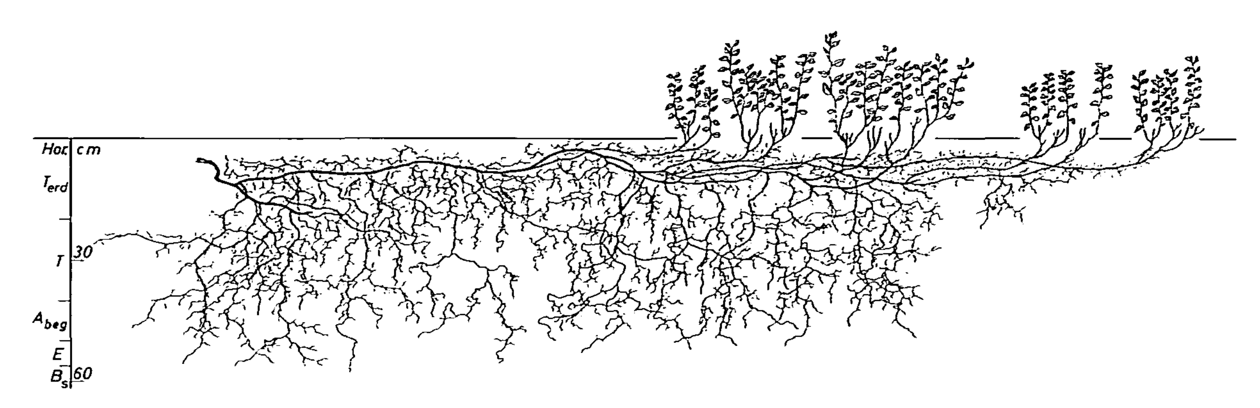


Abb. 96: Heidelbeere *Vaccinium myrtillus*, in einem Hochmoor über Podsol (Stockwerkprofil), Jädraas, Schweden, SH 200 m. Hor.: T_{erd} vererdeter Torf, T Torf, A_{beg} begrabener Humushorizont, humos eingefärbter Sand, E gebleichter Sand, B_s rostrot gestreifter Sand.

Die **Preiselbeere** *Vaccinium vitis-idaea* kommt im Waldgürtel vorzugsweise in Waldlichtungen auf flachgründigen, stark wasserdurchlässigen Böden vor. Sie gilt ebenfalls als Kennart der Piceetalia. Oberhalb der Waldgrenze beschränkt sie sich noch mehr auf steinige Böden an sonnseitigen Hangrücken, soferne diese nicht zu windexponiert und schneearm sind. Die knapp unter Flur im humosen Boden weit hinkriechenden, monopodial verzweigten Sproßtriebe sind zunächst mit der Mutterpflanze verbunden. Erst nach Absterben der Polwurzel werden sie selbständig (Abb. 97). Ihr Längenzuwachs kann jährlich bis 10 cm betragen. KUJALA (1926, zit. Metsävainio, 1931) fand über 2 m lange lebende Ausläufer. In einem durch SO_2- und SO_3-Schäden stark gelichteten Buchenwald bei Arnoldstein in Kärnten erreichten lebende Ausläufer eine Länge von über 3,5 m.

Die Polwurzel kann nach SYLVÉN (1906, zit. Metsävainio, 1931) lange ausdauern. Sie ist aber nur auf oberbodentrockenen, wenig bewachsenen Standorten leicht zu finden. Gut erhaltene Polwurzeln konnten in Schweden auf sandigem Podsol festgestellt werden. Die dargestellte Pflanze weist eine gut entwickelte, deutlich vorwüchsige Polwurzel auf. Mit ihren langen Seitenwurzeln erschließt sie den Boden bis in eine Tiefe von über 40 cm. Die von der gestauchten Grundachse ausgehenden Kriechtriebe erreichen bereits eine Länge von über 1 m. Sie sind durchwegs sproßbürtig bewurzelt. An den Abzweigungsstellen sind die Wurzeln am stärksten und längsten (Abb. 98). Übereinstimmend mit METSÄVAINIO (1931) gehen die Sproßwurzeln kaum tiefer als 20 cm. Die Feinverzweigung der Wurzeln ist durchwegs groß. Die dünnen Wurzeln sind reich mit Pilzhyphen durchsetzt. An den dünnsten Wurzeln verursachen die Pilzhyphen eine Anschwellung (METSÄVAINIO, 1931).

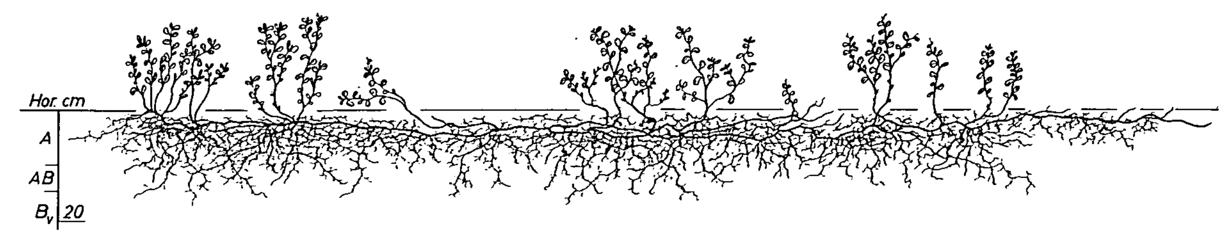


Abb. 97: Preiselbeere *Vaccinium vitis-idaea*, an einem sonnigen Hangrücken in niedriger Zwergstrauchheide auf steiniger Braunerde, Gerlitze bei Villach, 1540 m NN. Hor.: A moderhumusreicher schluffiger, sandiger Lehm, steinig, AB schwach humoser schluffiger, sandiger Lehm, steinig, B_v schluffiger, sandiger Lehm, stark steinig, BC ab 30 cm schluffiger, sandiger Lehm zwischen Grus und Schutt.

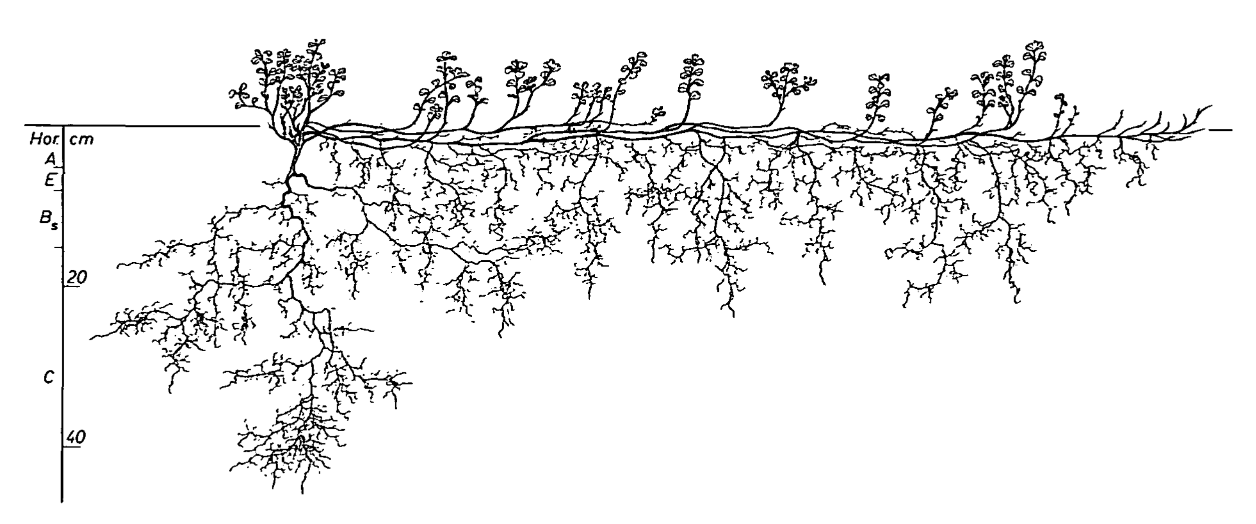


Abb. 98: Preiselbeere *Vaccinium vitis-idaea,* in einer Kiefernwald-Lichtung auf Podsol über Sand, Jädraas, Schweden, SH 200 m. Hor.: A moderreicher Sand, E gebleichter Sand, B_s rostfarbiger Sand, C gelbbrauner Sand.

Die **Echte Bärentraube** *Arctostaphylos uva-ursi* wächst im Waldgürtel vorwiegend in trockenen, lichten Kiefernwäldern, aber auch auf Rohböden. Im Bergsturzgebiet des Tschirgant in Tirol oder der Villacher Alpe überzieht sie in großen Teppichen den Kalk- oder Dolomitschutt. In der subalpinen Stufe kommt sie in südseitigen, windgeschützten Lagen mit ausreichender Schneebedeckung auf steinigen Böden häufig zusammen mit der Latsche *Pinus mugo* oder mit dem Zwerg-Wacholder *Juniperus communis* ssp. *alpina* vor. Auf wärmebegünstigten Standorten schließt sie sich in der unteren alpinen Stufe auch niedrigen Zwergstrauchbeständen und alpinen Rasengesellschaften an. Die von der gestauchten Grundachse ausgehenden Sproßtriebe kriechen an der Bodenoberfläche hin. Die Laubtriebe richten sich auf. Die kriechenden Abschnitte sind auf trockenem Oberboden kurz und kaum bewurzelt. In luftfeuchten, kühleren Gebieten sind sie lang und reich mit Sproßwurzeln besetzt, die häufig in Büscheln von den Abzweigungen der Triebe ausgehen. Nach HEGI (1925) stirbt der Sproß ab, wenn er von der Polwurzel getrennt wird. WARMING (METSÄVAINIO, 1931) berichtet, daß die Polwurzel nur mehrere Jahre alt wird. METSÄVAINIO (1931) fand bei den von ihm untersuchten Exemplaren keine Polwurzel mehr. Bei den von uns freigelegten Individuen war die Polwurzel stets vorhanden. Sie verjüngt sich aber sehr rasch und verliert dabei ihre Vorwüchsigkeit.

Bei der Pflanze, die in den Dolomiten freigelegt wurde, bildet die Polwurzel endwärts eine kräftige Seitenwurzel. Sie wächst mit ihr kurz aufwärts. Dann breiten sich beide Stränge knapp unter Flur weit seitwärts aus (Abb. 99). Die Polwurzel der Pflanze, die in Schweden auf Sand freigelgt wurde, verliert ihre Vorwüchsigkeit ebenfalls in geringer Tiefe durch Bildung annähernd gleich dicker Seitenwurzeln. Alle Wurzeln breiten sich vorwiegend in den oberen Bodenschichten aus. Die niederliegenden Sprosse bewurzeln sich reichlich (Abb. 100). Die dünnen Wurzeln sind dicht mit Pilzhyphen durchsetzt und daher wie bei *Vaccinium vitis-idaea* endwärts oft angeschwollen (METSÄVAINIO, 1931).

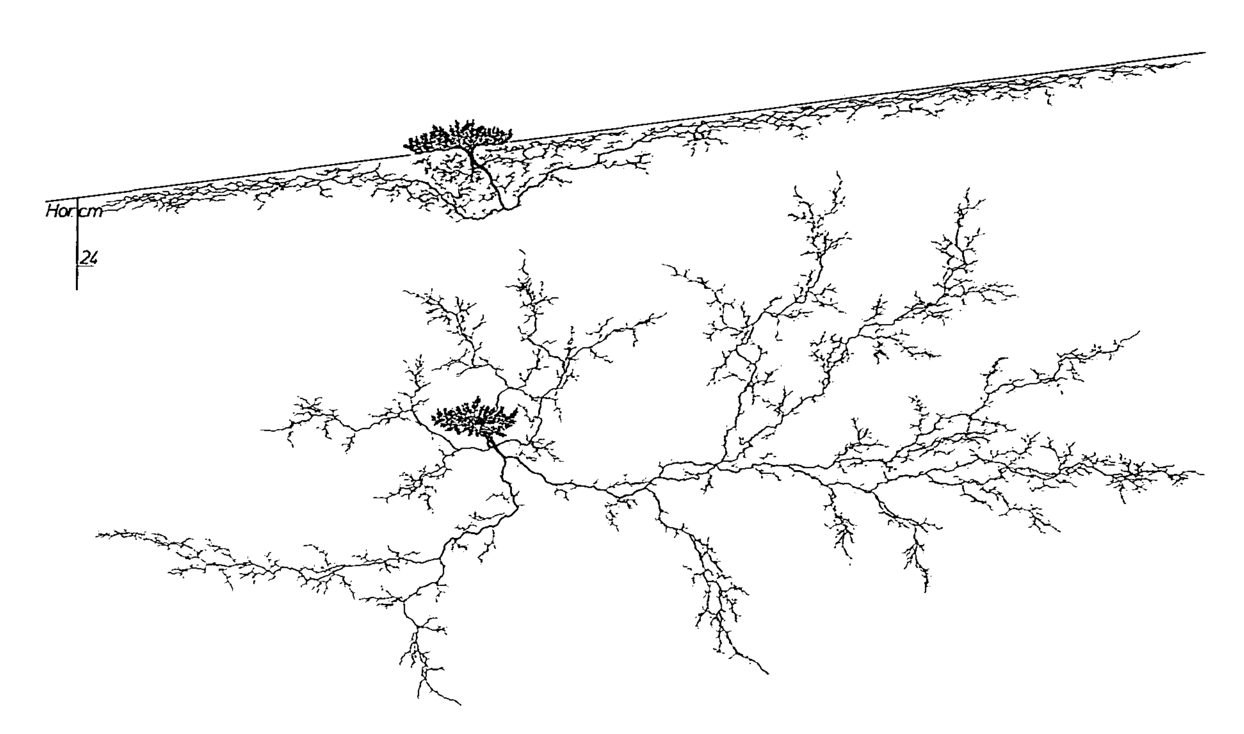


Abb. 99: Echte Bärentraube *Arctostaphylos uva-ursi*, in bodensaurer Zwergstrauchheide auf Sandstein, Dolomiten, 2050 m. Hor.: A 0- 10 cm humoser lehmiger Sand, locker, C lehmiger Sand, verdichtet.

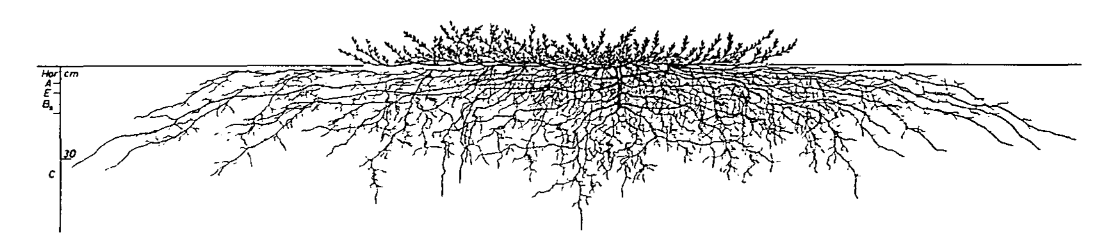


Abb. 100: Echte Bärentraube *Arctostaphylos uva-ursi*, in lichtem Kiefernwald auf sandigem Podsol, Jädraas, Schweden, 200 m. Hor.: A moderreicher Sand, E gebleichter Sand, B_s rostroter Sand, C gelbbrauner Sand.

Der **Zwerg-Wacholder** *Juniperus communis* ssp. *alpina* ist hauptsächlich im subalpinen Schutzwald und in der nach oben anschließenden Zwergstrauchheide verbreitet. Er braucht einen grund- und stauwasserfreien Boden und ausreichend Schneeschutz. Bevorzugt werden steinige, saure Böden an leicht geneigten Hängen. Auf diesen Standorten erfährt er heute wegen des fortlaufenden Rückganges der Weidepflege eine starke Ausbreitung. Der Humus, der sich unter seinen Büschen bildet, ist wertvoll. Er trägt nach Rodung des Zwerg-Wacholders zu rascher Wiederberasung bei. Die Grundachse bildet mehrere Seitenäste, die niederliegen, sich weiter verzweigen und endwärts zu aufsteigenden, stark verästelten Laubtrieben auswachsen. Es entsteht dadurch ein breiter, niedriger Strauch, der mit der Polwurzel verbunden bleibt und nicht kriechfähig ist. Die Polwurzel ist deutlich entwickelt, aber meist seitwärts verlaufend. Außerdem verjüngt sie sich sehr rasch und verzweigt sich dabei in nahezu gleich dicke Seitenwurzeln. Die Wurzeln breiten sich in der Regel flach im Boden aus (Abb. 101). Nur auf tiefgründigen Böden in geschützter, warmer Lage können kräftigere Seitenwurzeln tiefer eindringen (Abb. 102).

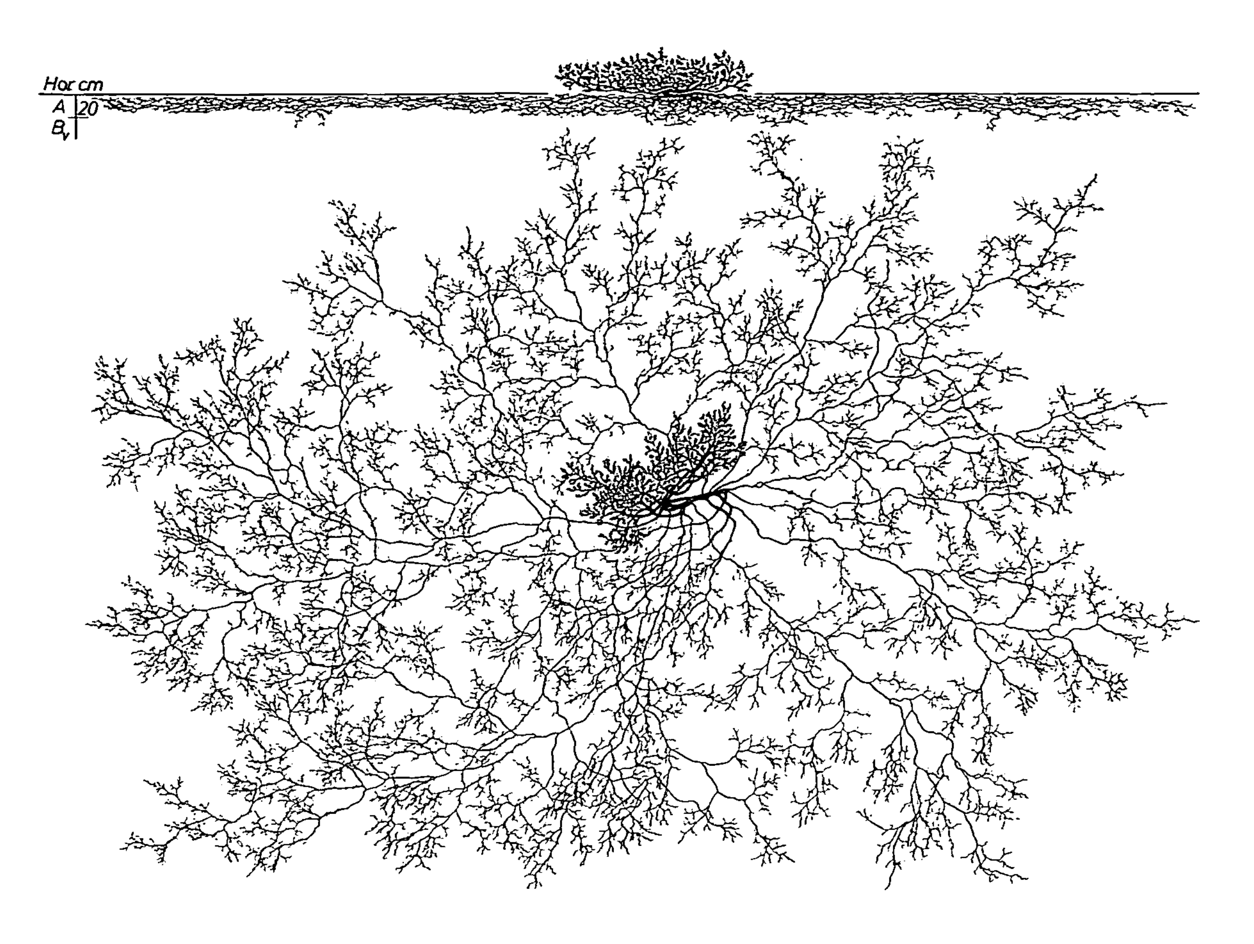


Abb. 101: Zwerg-Wacholder *Juniperus communis* ssp. *alpina*, in einem Borstgrasrasen an leicht geneigtem Südhang auf Braunerde über Phyllit, Falkert, Kärnten, 1870 m NN. Hor.: A feinmoderreicher, sandiger Lehm, steinig, B_v sandiger Lehm, steinig.

Die **Rost-Alpenrose** *Rhododendron ferrugineum* (Abb. 103) wächst wie die Wimper-Alpenrose vowiegend im subalpinen Schutzwald-, im Krummholz- und im Zwergstrauchgürtel. Beide Arten sind frostempfindlich und benötigen daher ausreichenden Schneeschutz. Die Rost-Alpenrose kommt im Gegensatz zur Wimper-Alpenrose nur auf Böden über saurem oder weitgehend entkalktem Gestein vor. Sie erträgt auch besser tiefgründige, feinerdereiche, feuchtere Böden. Daher dringt sie weiter in Muldenlagen vor. Ihre vom Menschen nicht stärker beeinflußten Standorte liegen aber wie bei der Wimper-Alpenrose auf sehr steinigen Böden. Auf feinerdereichen Böden, auf denen sich heute meist bodensaure Weiderasen (Nardeten) befinden, erfährt sie durch den laufenden Rückgang der Almpflege eine starke Ausbreitung. Ihre aufsteigenden Sprosse sind über eine längere Strecke niederliegend als bei der Wimper-Alpenrose. Die Büsche fließen daher mehr zu Herden zusammen. Die sproßbürtige Bewurzelung beschränkt sich auf Sproßteile, die sich im Boden befinden. Die am Hauptsproß entspringenden Wurzeln können zu langen, kräftigen Strängen heranwachsen. Die seitwärts verlaufende Polwurzel verzweigt sich sehr rasch in gleich dicke Seitenwurzeln. Sie ist oft schwer erkennbar. Die Ausbreitung der Wurzeln bleibt auf die oberen Bodenschichten beschränkt.

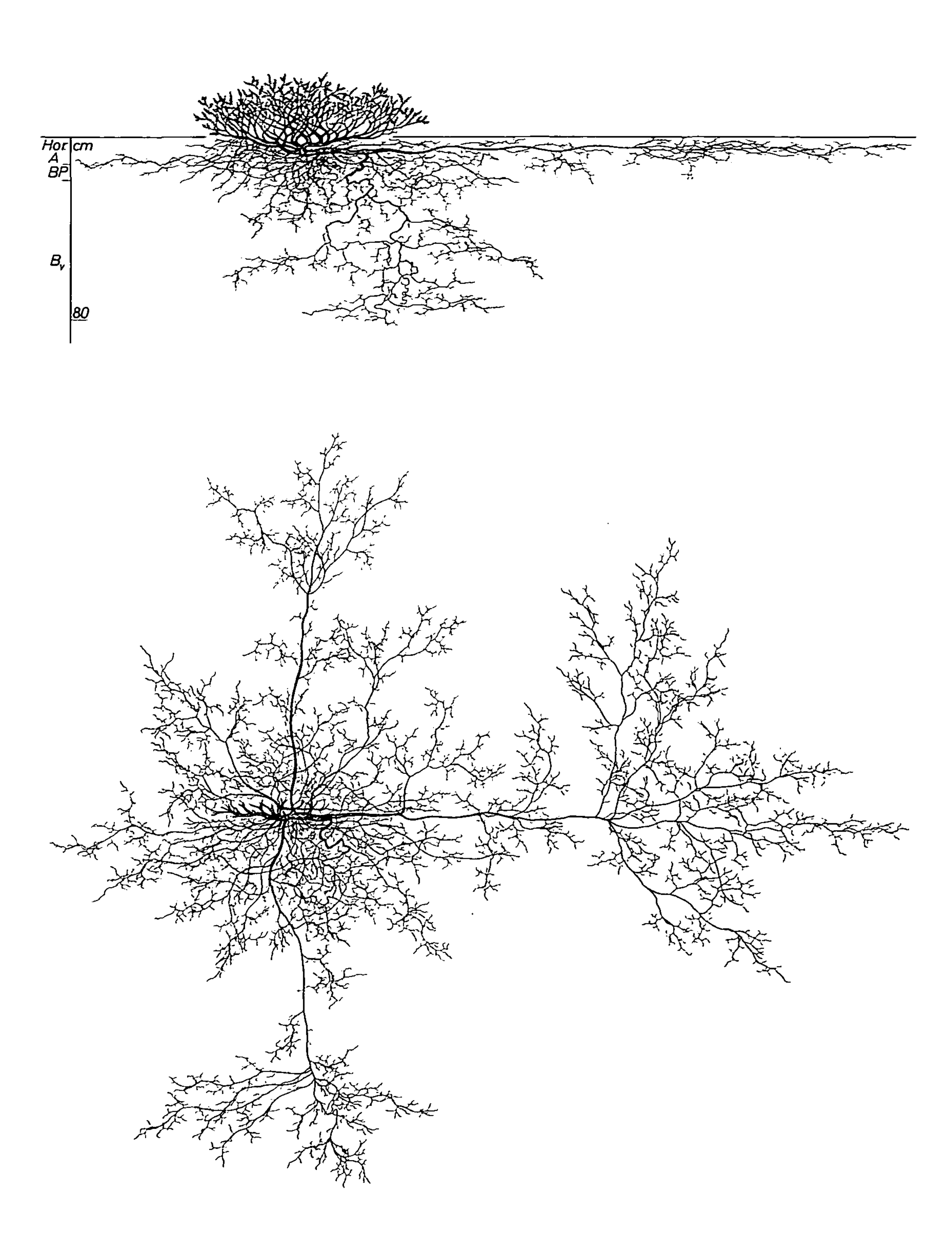


Abb. 102: Zwerg-Wacholder *Juniperus communis* ssp. *alpina,* Borstgrasrasen in einer warmen, südseitigen Mulde auf kolluvialer, pseudovergleyter Braunerde, Nockberge, Kärnten, 1850 m NN. Hor.: A feinmoderiger sandiger Lehm, BP sandiger Lehm, fleckweise gebleicht, B_v sandiger Lehm, tiefgründig.

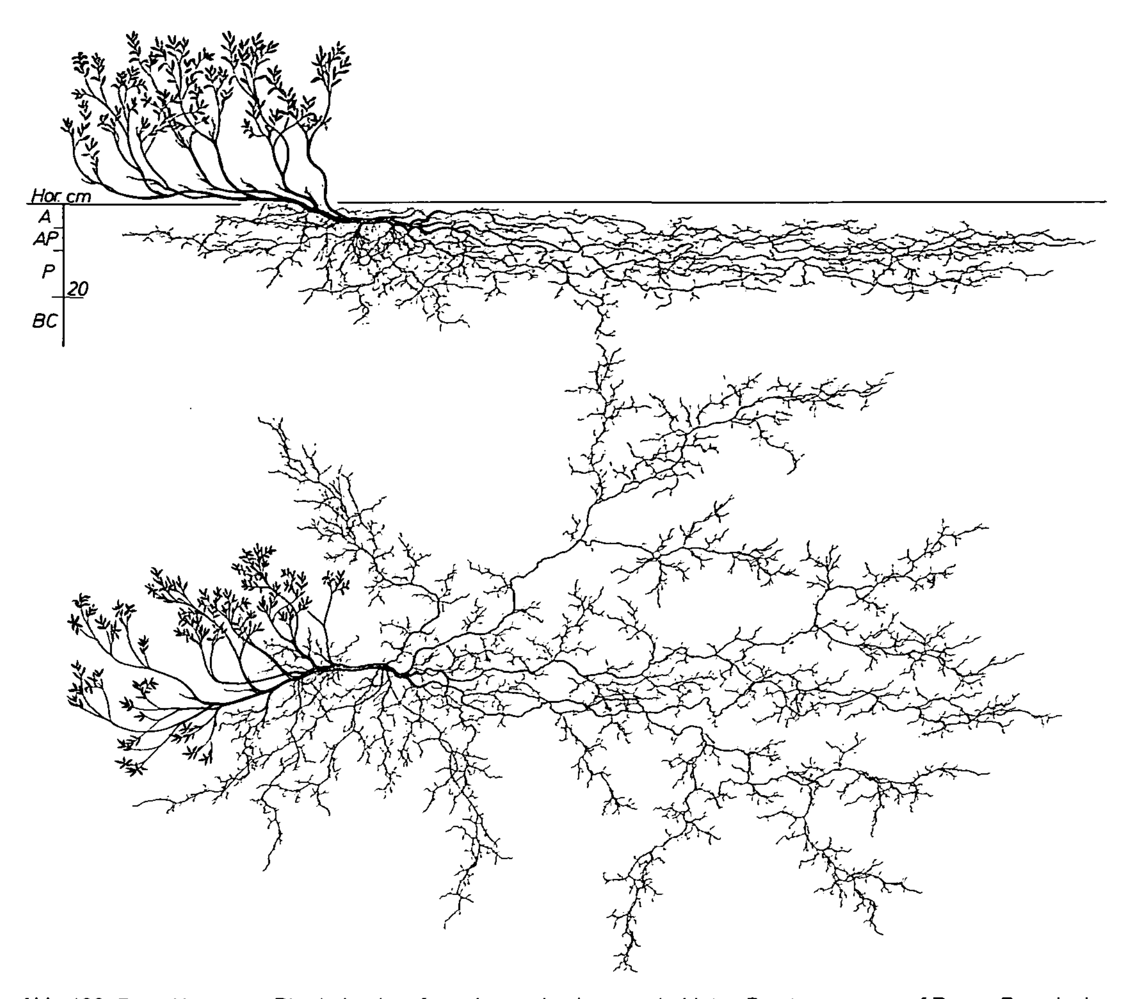


Abb. 103: Rost-Alpenrose *Rhododendron ferrugineum,* in einem verheideten Borstgrasrasen auf Rasen-Pseudogley über Phyllit, Nockberge, 1820 m NN. Hor.: A moderreicher lehmiger Schluff, AP humoser lehmiger Schluff, gley- und rostfleckig, P lehmiger Schluff, steinig, stark gleyfleckig, B_vC lehmiger Schluff, stark steinig.

Die **Wimper-Alpenrose** *Rhododendron hirsutum* (Abb. 104) kommt vorwiegend in der oberen Nadelwaldstufe und im Krummholzgürtel vor. Sie gilt als Kennart des Erico -Rhododendretum hirsuti (Erico-Pinion). Als höherwüchsiger Strauch ist sie nicht sehr empfindlich gegen Beschattung. Sie wächst daher auch im Unterwuchs lichter Bergföhrenwälder. Immer benötigt sie aber einen kalkhältigen, steinigen, sickerwasserfreien Boden. Sie besiedelt daher meist Hangrücken oder Blockschutt. Feinerdereiche, tiefgründige Böden meidet sie. Ebenso meidet sie windgefegte Kuppen, weil sie auf Schneeschutz angewiesen ist. Ihr Bestandesabfall wirkt versauernd. In ihrem Unterwuchs können daher Säurezeiger wie die Heidelbeere *Vaccinium myrtillus* auftreten. In bewachsenen Geröll- oder Blockschutthalden kommt sie nicht selten mit der Rost-Alpenrose *Rhododendron ferrugineum* vor. In diesem Fall durchwurzelt sie den steinigen Boden, während die Rost-Alpenrose im Humus oder in Erdtaschen wurzelt. Die von der Grundachse ausgehenden Sproßtriebe steigen bogig auf. Es entsteht dadurch ein aufrechter,

buschiger Strauch. An der Grundachse entstehen Sproßwurzeln, die zu rel. dicken Strängen heranwachsen können. Die Polwurzel bleibt stets als hervortretender Strang erhalten. Sie biegt aber seitwärts um und verzweigt sich abschnittweise in kräftige Seitenwurzeln. Ein Teil der Wurzeln breitet sich seitwärts aus. Einige erreichen in dem Steinboden auch größere Tiefen.

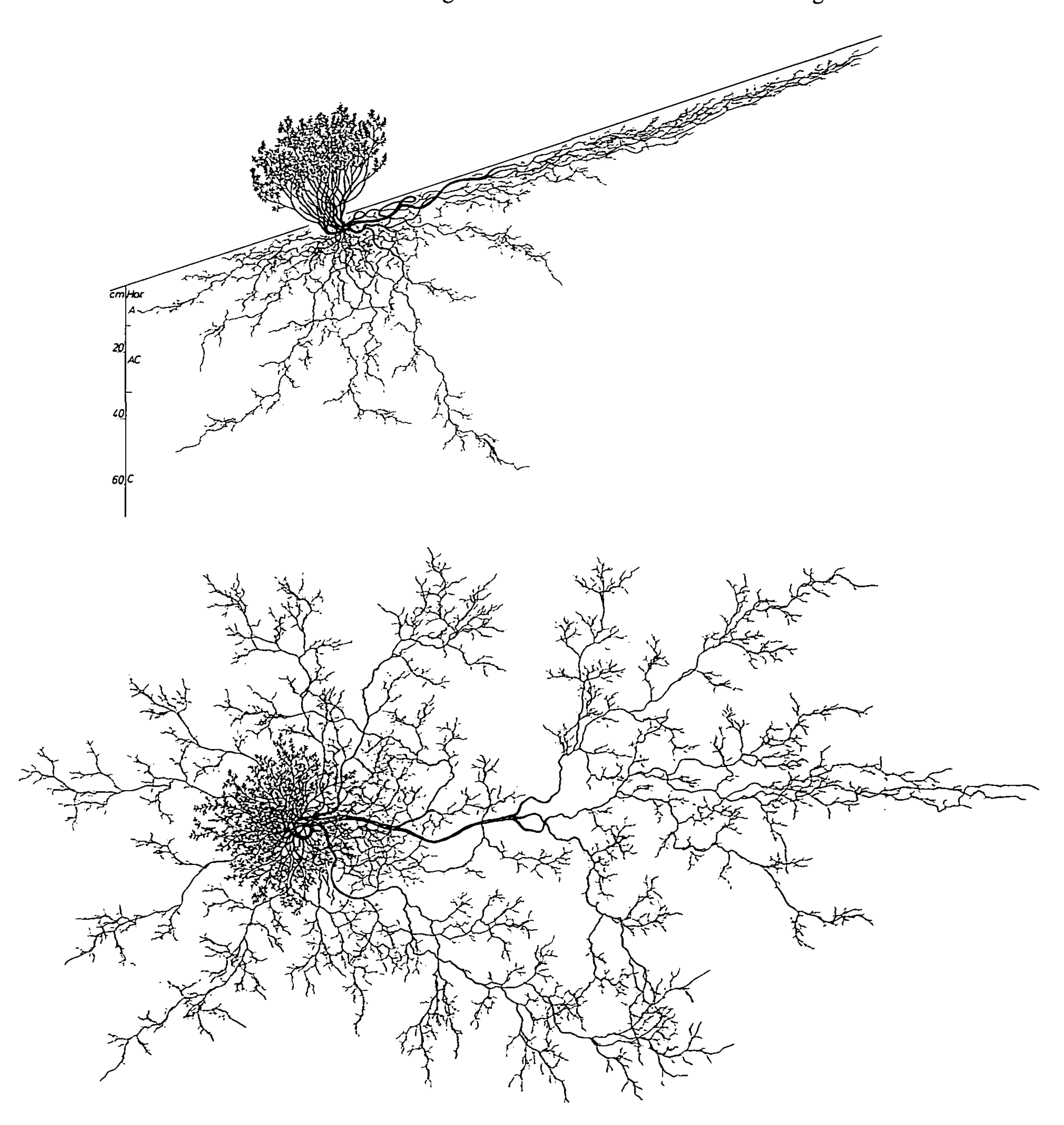


Abb. 104: Wimper-Alpenrose *Rhododendron hirsutum*, in einem verheideten Blaugrasrasen auf Rendsina mit Terra fusca-Eintrag, Villacher Alpe, 1920 m NN. Hor.: A moderreicher, lehmiger Schluff, steinig, AC humoser, lehmiger Schluff zwischen Kalkschutt, C Kalkschutt.

Die **Zwerg-Alpenrose** *Rhodothamnus chamaecistus* (Abb. 105) hat ähnliche Standortsansprüche wie die Wimper-Alpenrose. Sie gilt daher ebenfalls als Kennart des Erico - Rhododendretum hirsuti (Erico-Pinion). Als niedrigerer Strauch dringt sie aber weiter in die windexponierten, schneeärmeren Lagen vor. Deshalb ist sie bereits in tiefer gelegenen Polsterseggenrasen (Firmetum) häufig zu finden. Ihre Sprosse sind über längere Strecken niederliegend und daher auch stärker sproßbürtig bewurzelt als jene der Wimper-Alpenrose *Rhododendron hirsutum*. Die Polwurzel ist stets vorhanden, aber vorwiegend seitlich verlaufend. Auf sehr flachgründigen Böden ist sie stärker vorwüchsig (Abb. 105, oben). Auf tiefgründiger durchwurzelbaren Böden ist der im Boden liegende Sproßabschnitt oft länger. Die Polwurzel verzweigt sich rascher in annähernd gleich dicke Seitenwurzeln (Abb. 105, unten). Einige Wurzelstränge können etwas tiefer in den zerklüfteten Steinboden eindringen. Insgesamt bleibt aber die Bewurzelung auf die oberen Bodenschichten beschränkt.

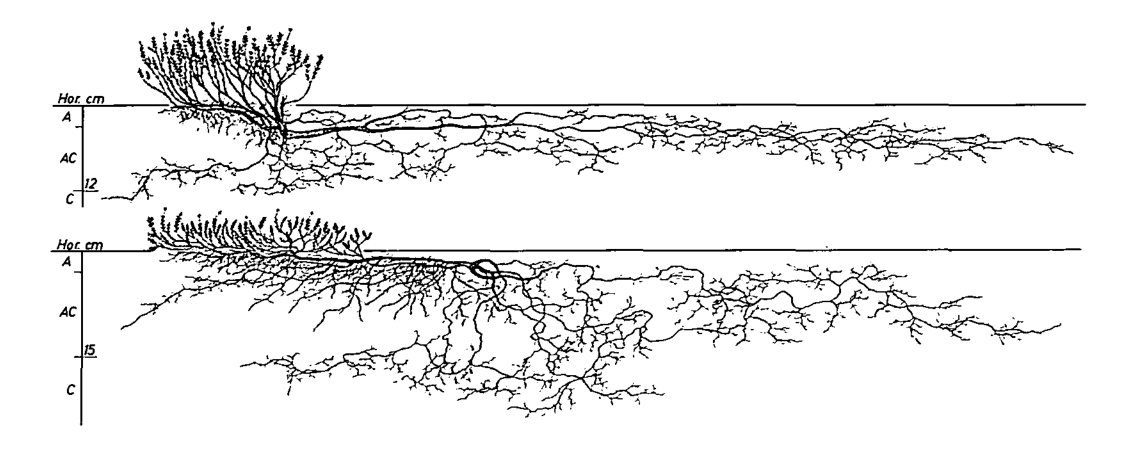


Abb. 105: Zwerg-Alpenrose *Rhodothamnus chamaecistus,* in einem Polsterseggenrasen (Firmetum) auf zerklüftetem Kalkfels, Villacher Alpe, 1980 m NN. Oben: Hor.: A Grob- und Feinmoder in Kalkgrus, AC Feinmoder zwischen Kalkschutt und Grus, C kompakter Kalkfels. Unten: Hor.: A Grob- und Feinmoder in Kalkgrus, AC zerklüfteter Kalkfels, Spaltenfüllung mit Feinmoder, C zerklüfteter Kalkfels.

Das **Kahle Steinröschen** *Daphne striata* (Abb. 106) wächst vorwiegend im obersten Nadelwald- und im Krummholzgürtel auf flachgründigen Steinböden aus Kalk oder Dolomit in sonniger, warmer Lage. Es gilt als Kennart des Erico - Rhododendretum hirsuti. Es ist empfindlich gegen Beschattung. Daher ist es in Latschenfeldern oder in höher wachsenden Zwergstrauchbeständen nur in Bestandeslücken zu finden. Häufig wächst es an Südhängen in niedrigen Kalkmagerrasen (Seslerion), in denen es hervortretende Gesteine überzieht. Es überdeckt auch offenen, ruhenden Schutt. Dazu ist es dank des anpassungsfähigen Sproß- und Wurzelsystems besonders geeignet. Die von der gestauchten Grundachse ausgehenden niederliegenden Sprosse entwickeln aufstrebende Laubtriebe und sproßbürtige Wurzeln. Die Sproßwurzeln, die an den Abzweigungsstellen von Sprossen entstehen, wachsen oft zu kräftigen Wurzelsträngen heran. Wahrscheinlich können sich die Sproßtriebe, die von diesen Wurzelsträngen versorgt werden, von der Mutterpflanze lösen und selbständig weiterwachsen. Die Mutterpflanze weist eine kräftige Polwurzel auf. Sie biegt in dem steinigen Boden sehr bald um und breitet sich mit den kräftigen Seitenwurzeln weit seitwärts aus.

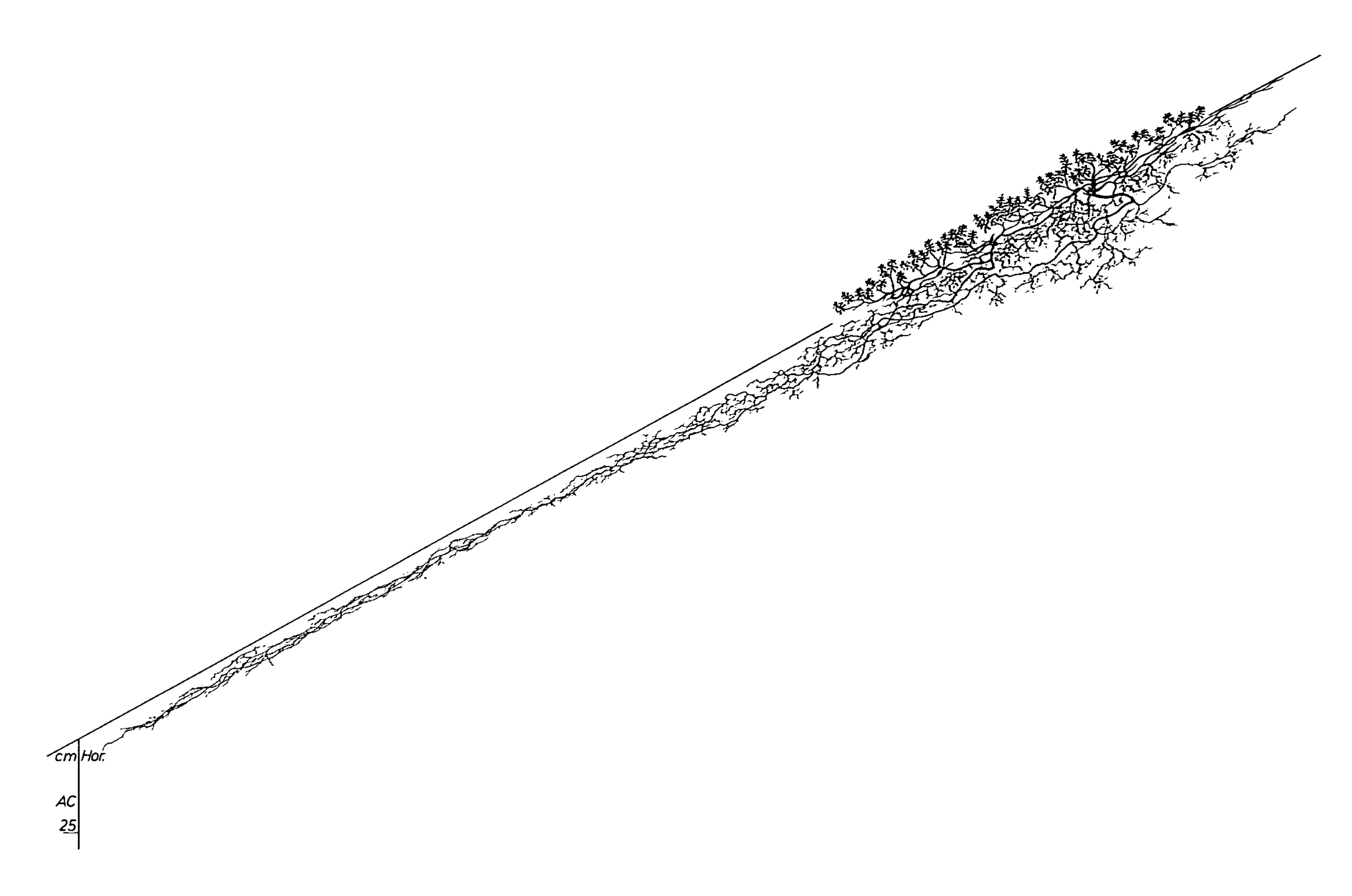


Abb. 106: Kahles Steinröschen *Daphne striata*, in einem nach Süden geneigten Schuttfächer mit ruhendem Schutt, Villacher Alpe,1920 m NN. Hor.: AC Feinmoder zwischen Kalkschutt und -grus, C Kalkschutt und -grus.

Die **Alpen-Nebelbeere** *Vaccinium gaultherioides* (Abb. 107) bildet zusammen mit der Krähenbeere *Empetrum hermaphroditum* und der Alpen-Bärentraube *Arctostaphylos uva-ursi* den obersten Bereich des Zwergstrauchgürtels, der in die untere alpine Stufe hineinreicht. Die Alpen-Nebelbeere tritt mit Ausklingen der Heidelbeere *Vaccinium myrtillus* in der subalpinen Stufe bestandbildend hervor. In der unteren alpinen Stufe wird sie in schneearmen Kuppenlagen von der Gemsenheide *Loiseleuria procumbens* abgelöst. Sie ist somit frosthärter als die Heidelbeere, aber nicht so frosthart wie die Gemsenheide. Ihr Verbreitungsschwerpunkt liegt im Loiseleurio-Vaccinion. Am häufigsten tritt sie auf flachgründigen, mageren Silikatböden im Bereich von trockeneren Hangrücken auf, die wenigstens noch eine dünne Schneedecke aufweisen. Die Sproßtriebe sind über einen rel. langen Abschnitt niederliegend, aber nicht kriechend. Die älteren niederliegenden Sproßachsen bilden Sproßwurzeln, die lang und relativ dick werden können. Die Polwurzel ist flach streichend und wegen ihrer Verzweigung in gleich dicke und gleich lange Seitenwurzeln nicht vorwüchsig. Die meisten Wurzeln breiten sich in den oberen, humosen Bodenschichten knapp unter Flur aus. Nur einige erreichen bescheidene Tiefen. Die Wurzeln sind dunkelbraun bis schwarzbraun. Die dünnen Wurzeln sind mit Pilzhyphen durchsetzt.

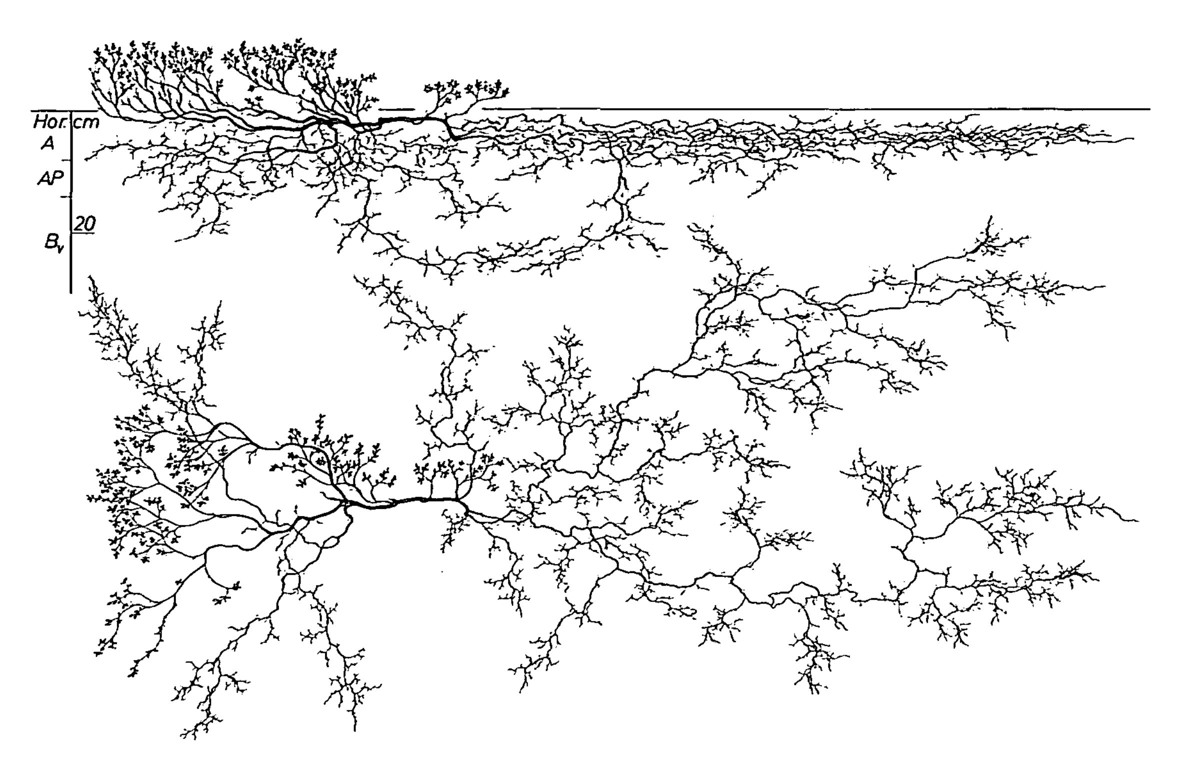


Abb. 107: Alpen-Nebelbeere *Vaccinium gaultherioides*, in einem niedrigen Zwergstrauchbestand auf alpinem Rasenpseudogley über Glimmerschiefer, Gerlitze bei Villach, 1890 m NN. Hor.: A moderreicher sandiger Lehm, AP humoser sandiger Lehm, fahlfleckig, schwach mit Grus durchsetzt, B_v sandiger Lehm, stark mit Grus durchsetzt.

Die **Zwittrige Krähenbeere** *Empetrum hermaphroditum* (Abb.108) benötigt mehr Schneeschutz und höhere Bodenfeuchte als die Alpen-Nebelbeere. In den Zentralalpen bildet sie vorherrschende Bestände nur an sommerfeuchten, schneereichen Nordhängen. Sie gilt als Kennart des Vaccinio–Empetretum (Loiseleurio–Vaccinion). Entsprechend ihrem höheren Anspruch an die Bodenfeuchte sind die Sproßtriebe über erheblich längere Abschnitte niederliegend als bei der Alpen-Nebelbeere. Dementsprechend stärker ist auch die sproßbürtige Bewurzelung. Soferne die Polwurzel noch zu finden ist, tritt sie gegenüber ihren Seitenwurzeln und den längeren Sproßwurzeln nicht deutlich hervor. Die Bewurzelung beschränkt sich auf die humosen Bodenschichten. Die im Boden kriechenden Teile der Sproßtriebe und die Wurzeln sind schwarzbraun bis schwarz.

Die **Alpen-Bärentraube** *Arctostaphylos alpinus* (Abb. 109) kommt südlich des Alpenhauptkammes vorwiegend in der unteren alpinen Stufe auf steinigen, meist kalkreichen, im Wurzelraum aber schwach sauren Böden vor. In alpinen Rasengesellschaften (Firmetum) bevorzugt sie die Flächen mit anstehendem Gestein. Trotz der Flachgründigkeit dieser Böden müssen sie ausreichend feucht durch reichliche Niederschläge sein. Außerdem benötigt die frostempfindliche Pflanze genügend Schneeschutz. Der Sproß besteht aus teils kräftigen, über einen langen Abschnitt niederliegenden (nicht kriechenden) Trieben. Er bildet nur kurz aufsteigende Laubtriebe. Die Art zählt daher bereits zu den Spaliersträuchern. Die sproßbürtige Bewurzelung beschränkt sich auf die am Boden liegenden Sproßabschnitte. Längere, kräftige Sproßwurzeln gehen nur von den älteren Sproßteilen aus. Die stets vorhandene Polwurzel verläuft mit ihren

längeren Seitenwurzeln seitwärts in den oberen, humosen Bodenschichten. Die abwärts wachsenden Wurzeln folgen meist erderfüllten Zwischenräumen von Gesteinen.

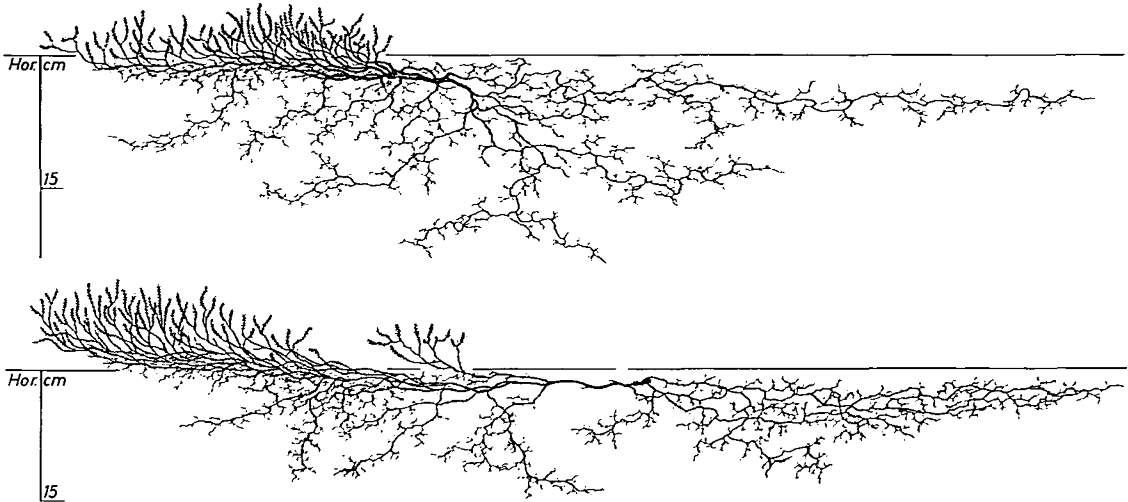


Abb. 108: Zwittrige Krähenbeere *Empetrum hermaphroditum*, in einer Zwergstrauchheide, Falkert, Kärnten, 1940 m NN. **Oben**: Ranker über zerklüftetem Glimmerschiefer. Hor. O_f 0-5 cm moderreicher schluffiger sandiger Lehm, AC -15 cm humoser, schluffiger Lehm zwischen Felsspalten, C zerklüfteter Fels. **Unten**: Alpiner Rasen-Pseudogley über Glimmerschiefer, Hor.: O_f 0-12 cm Moderhumus, AP -15 cm feinmoderiger schluffiger sandiger Lehm, fahlgraul, rostfleckig, B_S -21 cm schluffiger sandiger Lehm, rötlichbraun, B_V schluffiger sandiger Lehm, hellbraun.

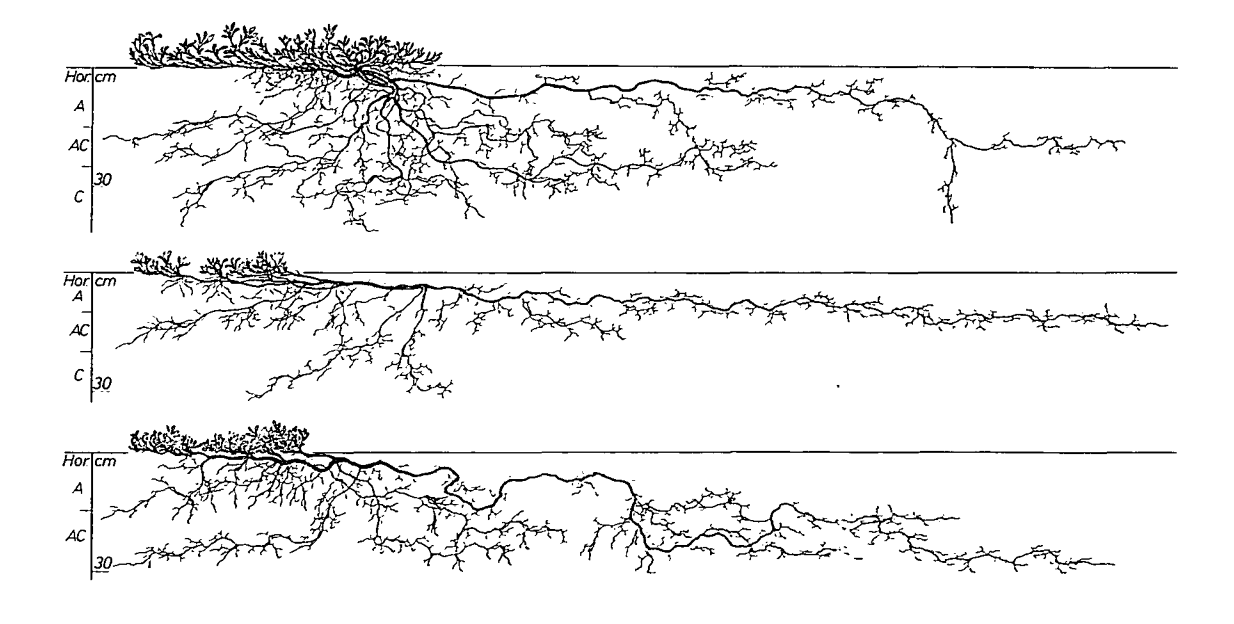


Abb. 109: Alpen-Bärentraube *Arctostaphylos alpinus*, an niedrigen Kalkbänken im Polsterseggenrasen (Firmetum) auf Rendsina über Kalkgestein, Villacher Alpe, 2060 m NN. Hor.: A moderreicher Schluff, AC feinmoderiger Schluff zwischen Kalkblöcken, C blockig aufgewitterter Kalk.

In der **alpinen Stufe** sinkt das Mittel der Julitemperatur unter 8° und jenes der Jahrestemperatur unter 0° ab. Die Wintertemperaturen sind bereits so niedrig, daß höherwüchsige Zwergsträucher nicht mehr bestandbildend aufkommen. Der Zwergstrauchgürtel geht somit in den Gürtel der alpinen Urwiesen über. In diesem treten nicht mehr die Gräser, sondern die Scheingräser bestandbildend auf (Curvuletum, Firmetum). Von den Holzgewächsen gedeihen nur noch Spaliersträucher auf Steinböden oder in sehr schneereichen Mulden mit extrem kurzer Vegetationszeit.

Das Vorkommen der **Quendel-Weide** *Salix serpyllifolia* reicht von der subalpinen bis in die subnivale Stufe. Ihre Hauptverbreitung liegt in den alpinen Kalkmagerrasen (Seslerion) in Fels- und in Feinschuttfluren. Als Spalierstrauch entwickelt sie ein eng an den Boden angeschmiegtes, reich verzweigtes Sproßsystem. An den älteren Kriechsprossen können die Sproßwurzeln polwurzelartig erstarken. Es ist daher nicht immer leicht festzustellen, ob noch eine Polwurzel vorhanden ist. Sie befindet sich in der Regel am hinteren Ende oder auch ungefähr in der Mitte des Strauches. In tieferen, wärmeren Lagen können vor allem auf zerklüftetem Gestein einige Wurzeln tiefer in den Boden eindringen. Die meisten breiten sich aber seitwärts aus (Abb. 110). In Hochlagen verlaufen die Wurzeln knapp unter Flur seitwärts (Abb. 111).

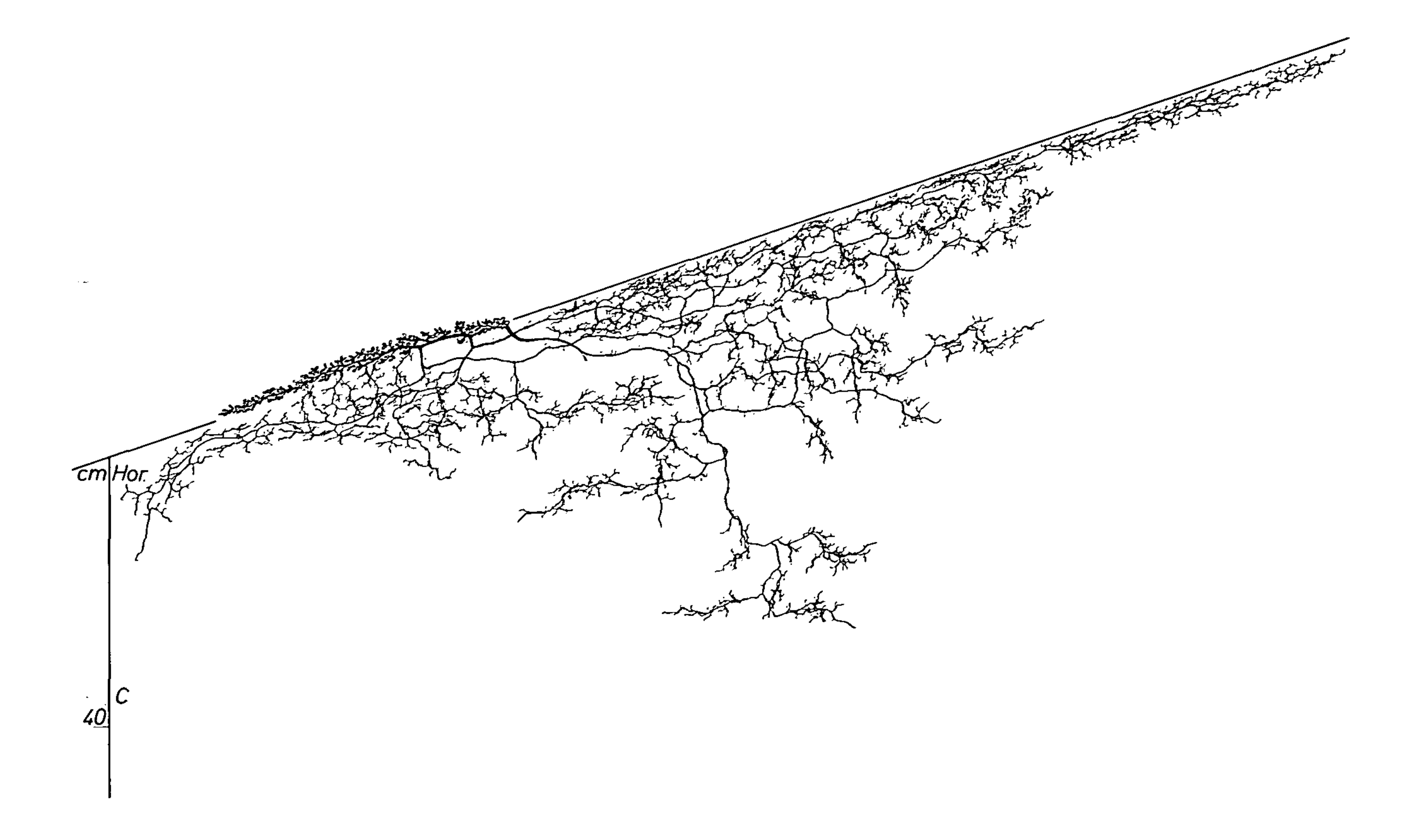


Abb. 110: Quendel-Weide *Salix serpyllifolia*, an einem warmen Südhang auf schieferig verwittertem Kalkphyllit-Fels, Glocknergebiet, 2200 m NN. Hor.: C schieferig verwitterter Kalkphyllit.

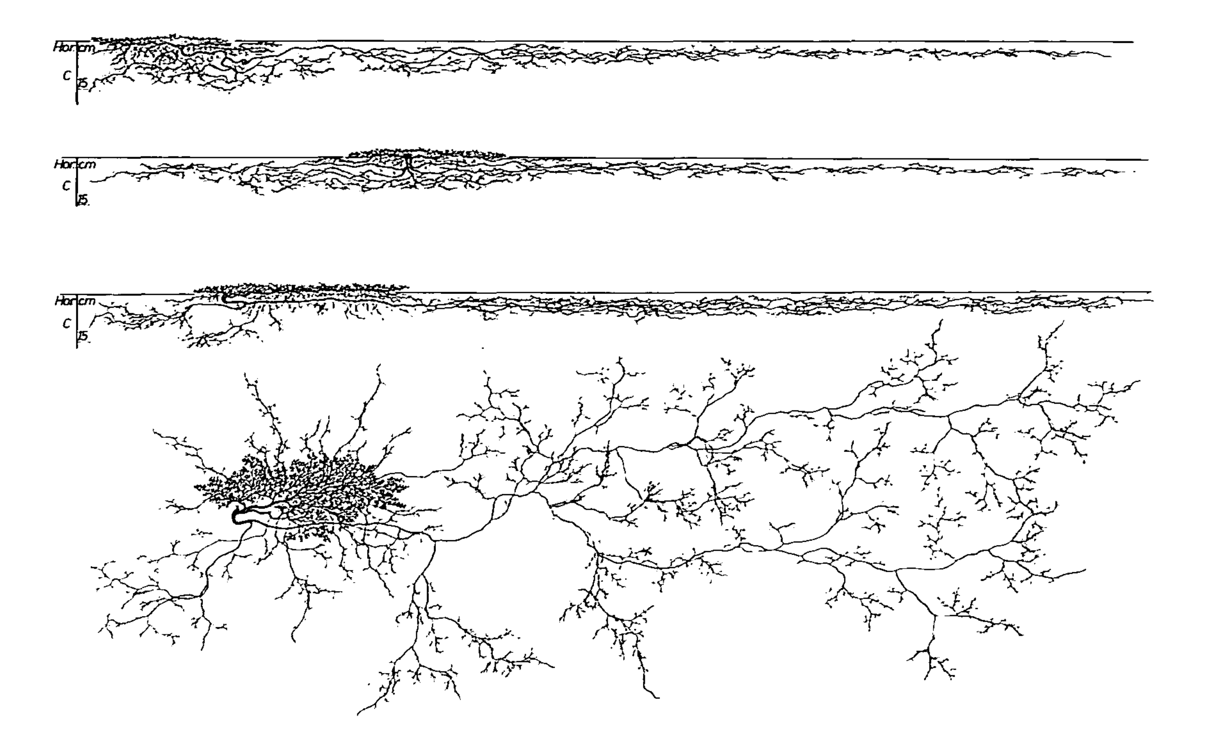


Abb. 111: Quendel-Weide *Salix serpyllifolia,* an einem SW-Hang auf offenem, tiefgründig sandig-grusig verwittertem Moränenmaterial aus Kalkphyllit, Glocknergebiet, 2450 m NN. Hor.: C sandig-grusiges Moränenmaterial.

Die **Netz-Weide** *Salix reticulata* (Abb. 112) kommt in der subalpinen und in der unteren alpinen Stufe vorwiegend an schattigen, schneereichen Hängen auf steinigen Böden oder in Schuttfluren vor. In der oberen alpinen Stufe und vor allem in der subnivalen Stufe ist sie ein Bestandteil der Schneebodenvegetation. Sie gilt daher als Kennart des Salicetum retuso-reticulatae (Arabidion caeruleae). Die niederliegenden Achsensprosse verzweigen sich gitterartig und bilden dabei viele kurze, oft gabelig verzweigte Laubtriebe. Die stets vorhandene Polwurzel ist kräftig entwickelt. Sie verzweigt sich in viele lange Seitenwurzeln, die sich zwischen den Steinen im humosen Feinmaterial ausbreiten. Die nestartige Anhäufung von Feinwurzeln ist kennzeichnend für die unregelmäßige Verteilung des Feinbodens zwischen den Steinen. In tieferen Lagen können die Wurzeln bescheidene Tiefen erreichen. Auf den feuchten, kalten Schneeböden breiten sie sich vorwiegend in den obersten Bodenschichten aus.

Die **Stumpfblatt-Weide** *Salix retusa* hat ihre Hauptverbreitung wie die Netz-Weide in der Schneebodenvegetation der alpinen und subnivalen Stufe. Sie gilt deshalb ebenfalls als Kennart des Salicetum retuso-reticulatae (Arabidion caeruleae). Sie bevorzugt feinsedimentreichere, kalkreichere Böden. Ihre eng an den Boden anliegenden Kriechsprosse sind in den jüngeren Abschnitten mit dünnen, kurzen Sproßwurzeln besetzt. Entlang ihren älteren Abschnitten entstehen lange, rel. dicke Wurzeln. In warmen, sonnigen Mulden können die langen Wurzeln in feinsedimentreichen Böden bis über 1 m tief eindringen (Abb. 113). An windigen, hoch gelegenen Hangrücken breiten sie sich in den obersten Bodenschichten weit seitwärts aus (Abb. 114). Die Polwurzel konnte bei keinem der freigelegten Exemplare festgestellt werden.

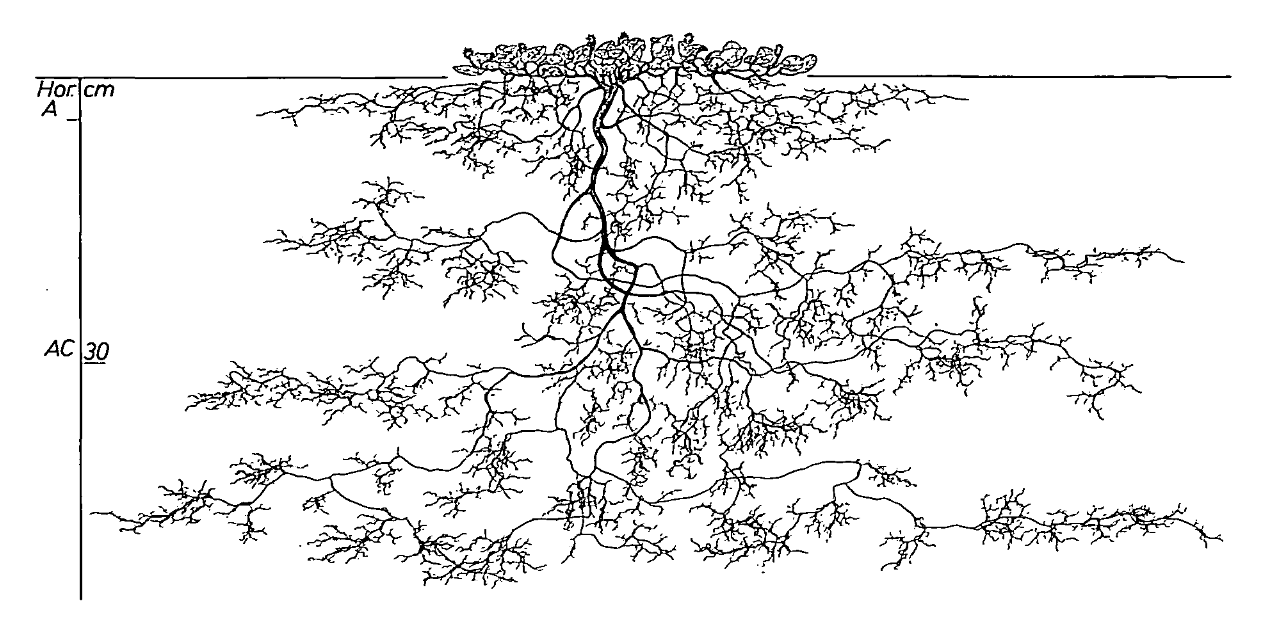


Abb. 112: Netz-Weide *Salix reticulata*, in einem bodenfeuchteren Blaugrasrasen am schattseitigen Hang einer Schneemulde auf Pechrendsina, Villacher Alpe, 1910 m NN. Hor.: A schwarzer Feinmoder, AC schwarzer, schmieriger Pechhumus zwischen Kalkschutt.

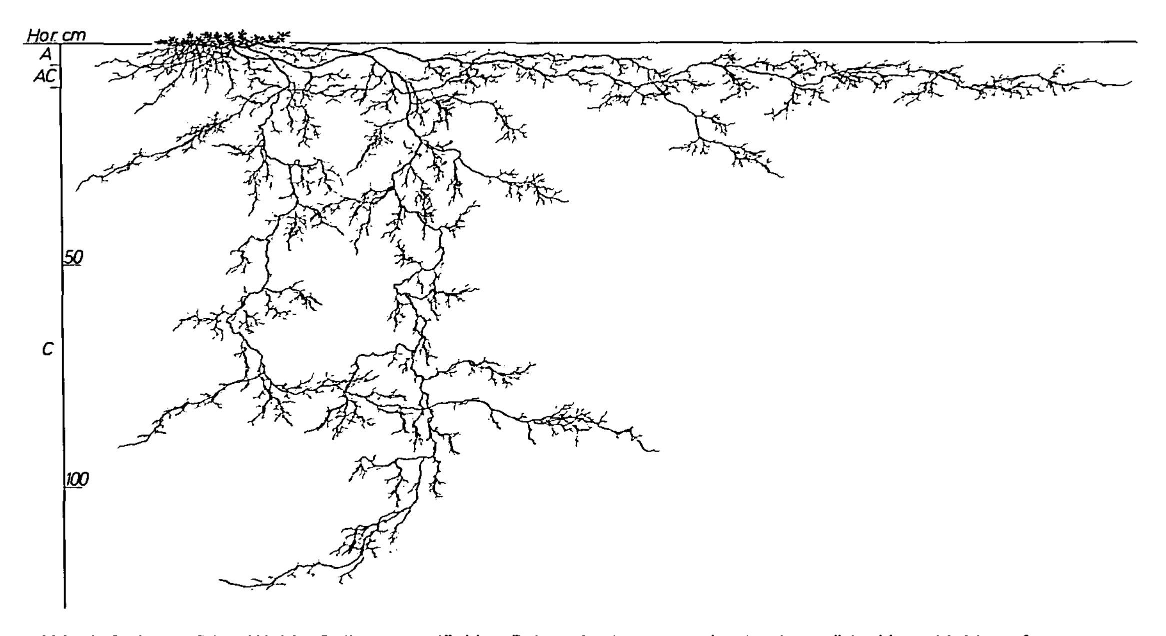


Abb. 113: Stumpfblatt-Weide *Salix retusa*, lückige Schneebodenvegetation in einer südseitigen Mulde auf Moderranker über tiefgründigem Sediment aus Kalkglimmerschiefer, Glocknergebiet, 2510 m NN. Hor.: A feinmoderreicher, schluffiger Sand, AC schwach humoser, schluffiger Sand, C Sand, durchsetzt mit Grus und Schutt.

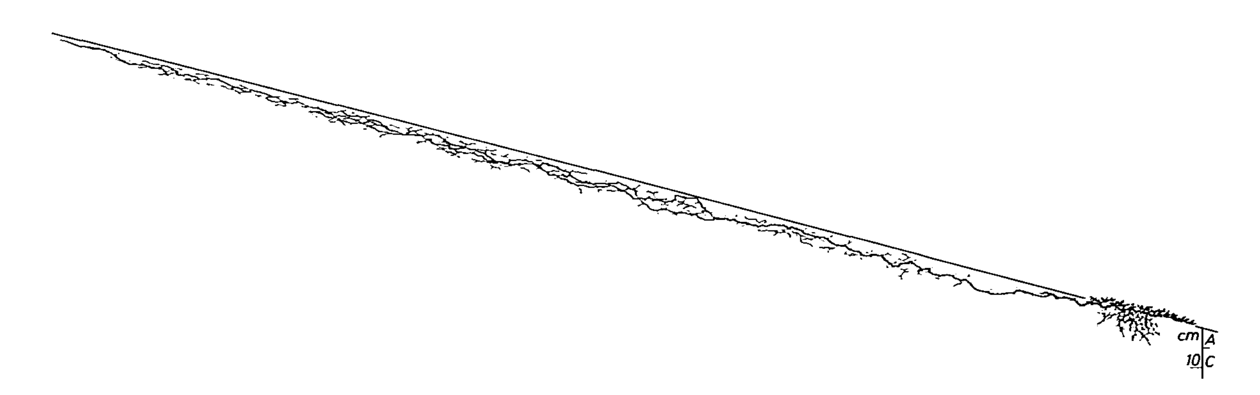


Abb. 114: Stumpfblatt-Weide *Salix retusa,* lückige Schneebodenvegetation in windiger Hanglage auf Moderranker über Kalkglimmerschiefer, Glocknergebiet, 2520 m NN. Hor.: A feinmoderreicher, schluffiger Sand, C Sand, durchsetzt mit Grus und Schutt.

Die **Kraut-Weide** *Salix herbacea* (Abb. 115) ist das Hauptelement der Schneebodenvegetation in der alpinen und subnivalen Stufe. Sie gilt als Kennart des Salicetum herb. (Salicion herb.) In den Schneetälchen bildet sie mit ihren runden Blättern, die im Herbst abgeworfen werden (RÜBEL, 1925), auf kalkfreiem Feinsediment rasenartige Bestände. Dazu befähigt sie ihr weit verzweigtes, mitunter in zahlreichen Windungen knapp unter Flur verlaufendes Kriechsproßsystem. Mit Ausnahme der kurzen Blattsprosse ist es mit moderigem Feinsediment bedeckt und daher reich sproßbürtig bewurzelt. An den älteren Sproßabschnitten entstehen lange, rel. dicke Wurzeln. Das ganze Sproßsystem mündet in eine lange, vorwüchsige Wurzel, die als Polwurzel angesehen werden kann. Die Wurzeln breiten sich knapp unter Flur in dem moderreichen Feinsediment aus. Nur einige davon können eine geringe Tiefe erreichen.

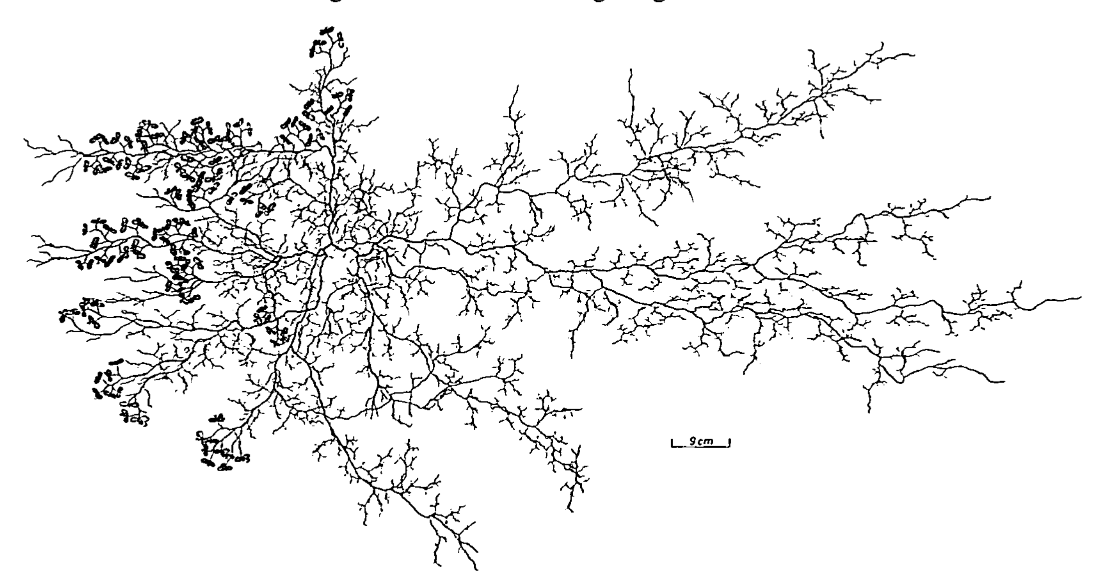


Abb. 115: Kraut-Weide *Salix herbacea,* rasige Schneebodenvegetation aus vorwiegend Kraut-Weide in einer weiten Schneemulde auf Ranker, Glocknergebiet, 2500 m NN. Hor.: A 0-4 cm feinmoderreicher, schluffiger Sand, darunter schluffiger Sand mit Grus.

5.1.2.3. Bewurzelung von Pionierpflanzen in verschiedenen Höhenlagen

Pionierpflanzen im regionalen Sinne sind, in Anlehnung an die Begriffsbestimmung von SCHUBERT & WAGNER (1988), Pflanzen, die in nicht oder wenig besiedelte Standorte vordringen. Die Standorte müssen aber besiedelbar sein und eine Vegetationsentwicklung zulassen (HESS, 1910). Das sind von den nicht vom Grundwasser oder vom Sickerwasser beeinflußten Standorten vor allem die Gesteins-, Schutt-, Schotter- oder Sandfluren mit Rohböden. Diese weisen im Gegensatz zu den reifen Böden keine oder nur eine sehr geringe, meist nur initiale Humusdecke und einen nur geringen Humus- oder Feinerdeeintrag in die tieferen, skelettreichen Bodenschichten auf. In Bezug auf ihre Korngröße sind es im wesentlichen Fels-, Schutt-, und Sandböden. Als Bodentypen sind sie Rohböden, initiale oder sehr flachgründige Rendsinen und Ranker. Ihre gemeinsamen Merkmale sind eine geringe wasser- und nährstoffhaltende Kraft, ein großer Hohlraumreichtum und infolge der geringen Bodenfeuchtigkeit eine leichte Erwärmbarkeit in den oberen Bodenschichten. Ihr Wasservorrat beschränkt sich weitgehend auf den Feuchtigkeitsgehalt des Humus- oder Feinerdeeintrages und auf das Haftwasser an den Gesteins- oder Sedimentoberflächen. Das Wasser ist leicht aufnehmbar und in den tieferen Bodenschichten wegen des hohen Luftvolumens im Boden vor Verdunstung weitgehend geschützt. Deshalb ist der Wasservorrat beispielsweise in den Schutthalden kühler Gebiete, in denen der Massenwuchs schon durch die niedrigen Temperaturen gebremst ist, für eine Pioniergesellschaft durchwegs ausreichend. Bereits HESS (1910) weist in seiner grundlegenden Arbeit „Über die Wuchsformen der alpinen Geröllpflanzen" darauf hin, „daß die Geröllhalden der Alpenregion keineswegs als besonders trockene Standorte zu betrachten seien". Der Nährstoffbedarf dieser Pioniergesellschaften wird aus der spärlichen Humus- und Feinsedimentanreicherung an der Bodenoberfläche und aus dem Eintrag von Humus und Feinerde in die Felsspalten oder in die Hohlräume zwischen den Steinen gedeckt. Der oft tiefreichende Humuseintrag, die leichte Erwärmbarkeit, der geringere Wärmeentzug infolge herabgesetzter Verdunstung in den oberen Bodenschichten, die nach unten stark zunehmende Feuchte und die leichte Durchwurzelbarkeit der Schutthalden führen dazu, daß die Wurzeln vor allem in der subalpinen Stufe größere Tiefen erreichen als auf reifen, feinerdereichen Böden. Diese erwärmen sich infolge der geschlossenen Vegetationsdecke und des höheren Wassergehaltes schwerer und erfahren wegen der höheren Verdunstung einen größeren Wärmeentzug. Die trotzdem üppigere Vegetation ist auf das höhere Wasser- und Nährstoffangebot zurückzuführen.
Zwischenformen zwischen steinigen Rohböden und feinerdereichen, reifen Böden treten meist an Unterhängen von Schutthalden oder in Grabeneinhängen auf, wo es zu einer mehr oder weniger starken Durchmischung von Steinen, Humus und Feinerde kommt. Die Böden sind infolge ihrer Lage oft sickerfeucht oder wenigstens grundfeucht . Solche Böden bieten in der subalpinen Stufe wegen ihrer windstillen Lage und ihres reichlichen Wasser- und Nährstoffangebotes die besten Voraussetzungen für den Wuchs von Hochstauden. Diese können insofern als Pionierpflanzen angesehen werden, als auf solchen Standorten in den höheren Lagen infolge zu hoher Feuchte, zu langer Schneebedeckung, zu starken Schneeschubes u.dgl. ein Bewuchs mit Holzgewächsen nicht mehr möglich ist. In den tieferen Lagen kommt es aber meist zu einer Vermischung der Hochstaudengewächse mit Holzgewächsen wie mit Grünerle und mit Weiden.

5.1.2.3.1. Bewurzelung von Pflanzen der Schuttfluren

Schuttfluren sind in den Alpen Hänge mit Grob- und Feinschutt bzw. mit Geröll. Wesentlich ist, daß die Aufschüttung nicht durch Wassertransport, sondern durch natürliche Abwärtsbewegung des Materials bis zur Unterschreitung des Reibungswinkels zustande gekommen ist. Bei einer Auflage von humosem Material können flacher wurzelnde Gräser und Kräuter aufkommen. Die meisten Pflanzen dringen aber tiefer in den Schutt ein. Das ist ihnen durch die Erhaltung der Polwurzel möglich. Sie bleibt deshalb erhalten, weil die oberen Bodenschichten weitgehend trocken sind. Durch die Trockenheit der oberen Bodenschichten ergibt sich auch ein stärkeres Feuchtigkeitsgefälle in Richtung der tieferen, feuchteren Bodenschichten. Dieses Gefälle veranlaßt die Wurzeln zu verstärktem Tiefenwachstum.



Abb. 116: Kalkschuttflur mit Glattem Buntschwingel Festuca calva, Karawanken.

Das **Sand-Weidenröschen** *Epilobium dodonaei* ist in der kollinen und in der unteren montanen Stufe ein häufiger, manchmal ein nahezu bestandbildender Begleiter von sandigen und kiesigen Flußablagerungen. Auf Anschnitten von Niederterrassen tritt es als Erstbesiedler oft massenhaft auf. Vereinzelt kommt es auch in Bergsturzgebieten vor, wenn zwischen den Felsblöcken feineres Material vorhanden ist. Es gilt als Kennart des Epilobio - Scrophularietum caninae (Epilobion fleischeri). Von der gestauchten Grundachse gehen in Büscheln aufrecht wachsende Laubtriebe und niederliegende Sproßtriebe aus. Die niederliegenden Triebe ermöglichen die Bestockung der Pflanze oder den Neuaustrieb nach Überschüttung. Von der Mutterpflanze können sich diese Triebe aber nicht lösen. Vielmehr bleibt der ganze Sproßtrieb

mit der kräftigen Polwurzel verbunden. Auf oberbodentrockenen, südseitigen Anschnitten von Schotterterrassen verzweigt sich die Polwurzel erst in tieferen Schichten in kräftige Seitenwurzeln. Diese wachsen vorwiegend bogig abwärts. In tieferen, feuchteren Schichten breiten sie sich seitwärts aus (Abb. 117). Auf kühleren, schattigen Stellen können sich einige Wurzeln auch in den obersten Bodenschichten ausbreiten. Der Großteil der Wurzeln erschließt aber die mitteltiefen und tiefen Bodenschichten. Nach Überschüttung können aus der tiefer liegenden Grundachse wieder aufstrebende Laubtriebe hervorgehen (Abb.118).

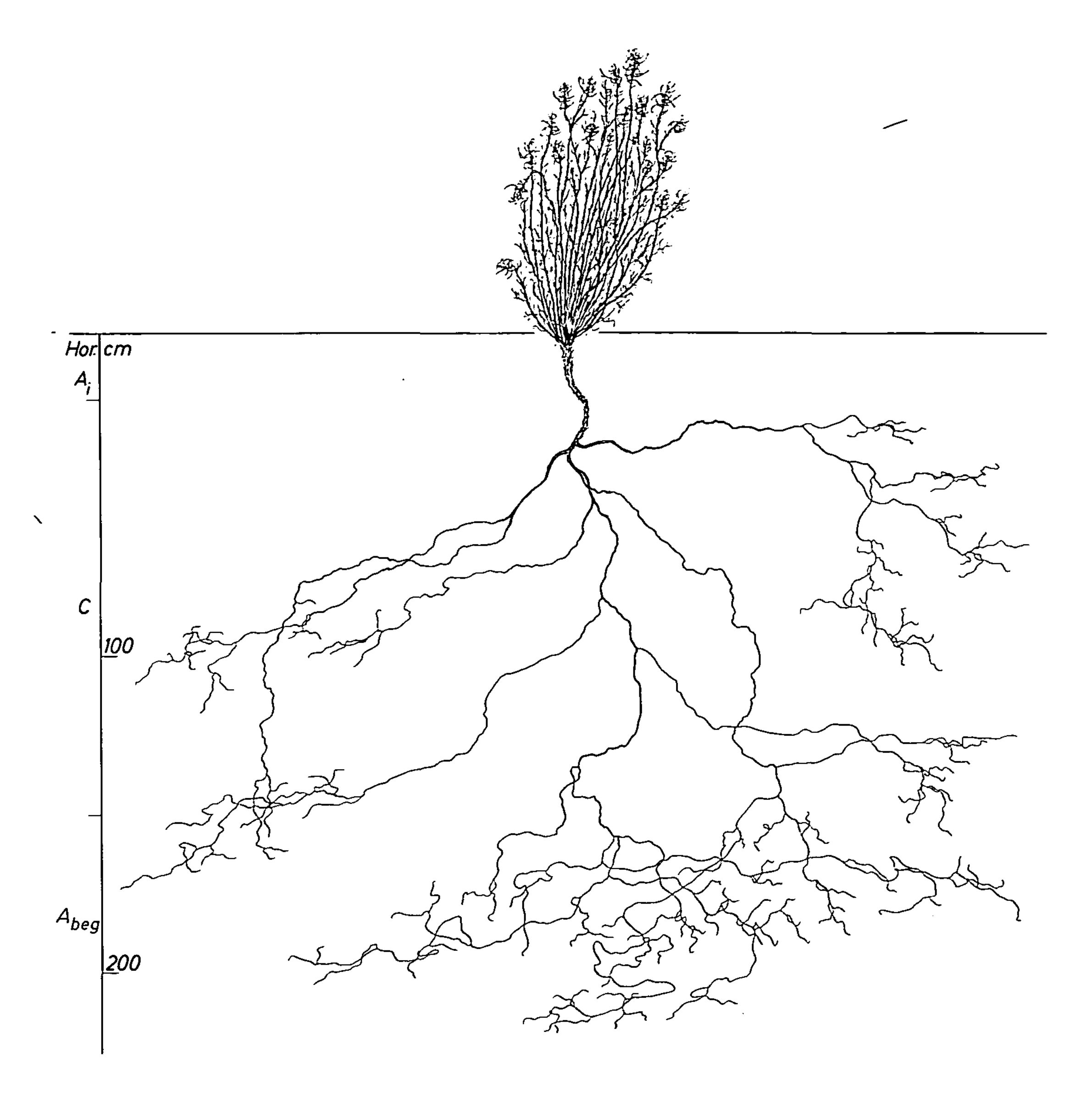


Abb. 117: Sand-Weidenröschen *Epilobium dodonaei*, auf südseitigem Terrassenanschnitt (Straßenböschung) bei Villach, 500 m NN. Hor.: A_i durch Humusierung der Böschung unregelmäßig verteilter Humus im sandigen Schotter, C Sand, Kies und Schotter, A_{beg} überschütteter Humushorizont, feuchter.

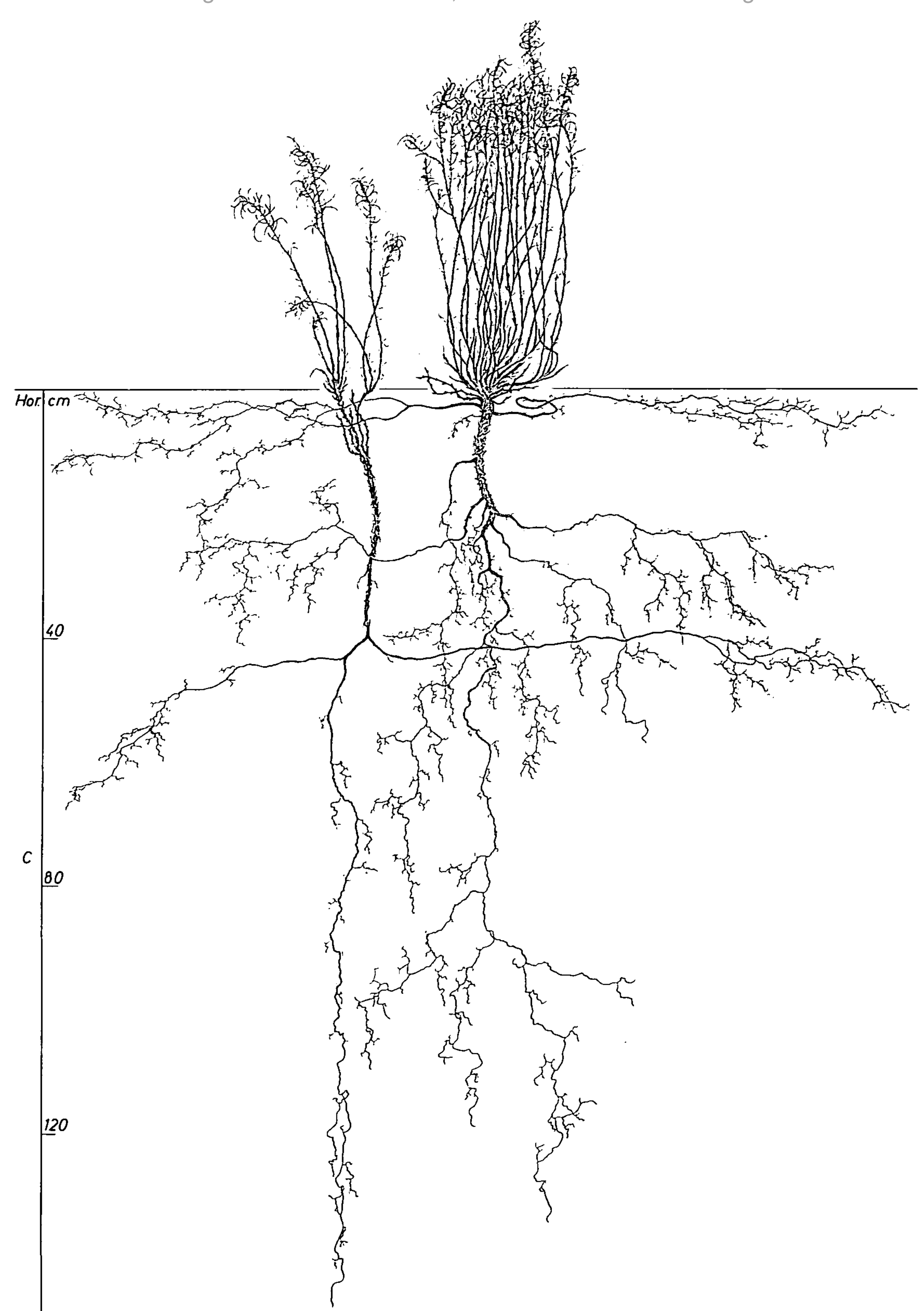


Abb. 118: Sand-Weidenröschen *Epilobium dodonaei,* nordseitige Straßenböschung, Schütt bei Villach, 510 m NN. Hor.: C Sand und Schotter im Bergsturzmaterial der Villacher Alpe.

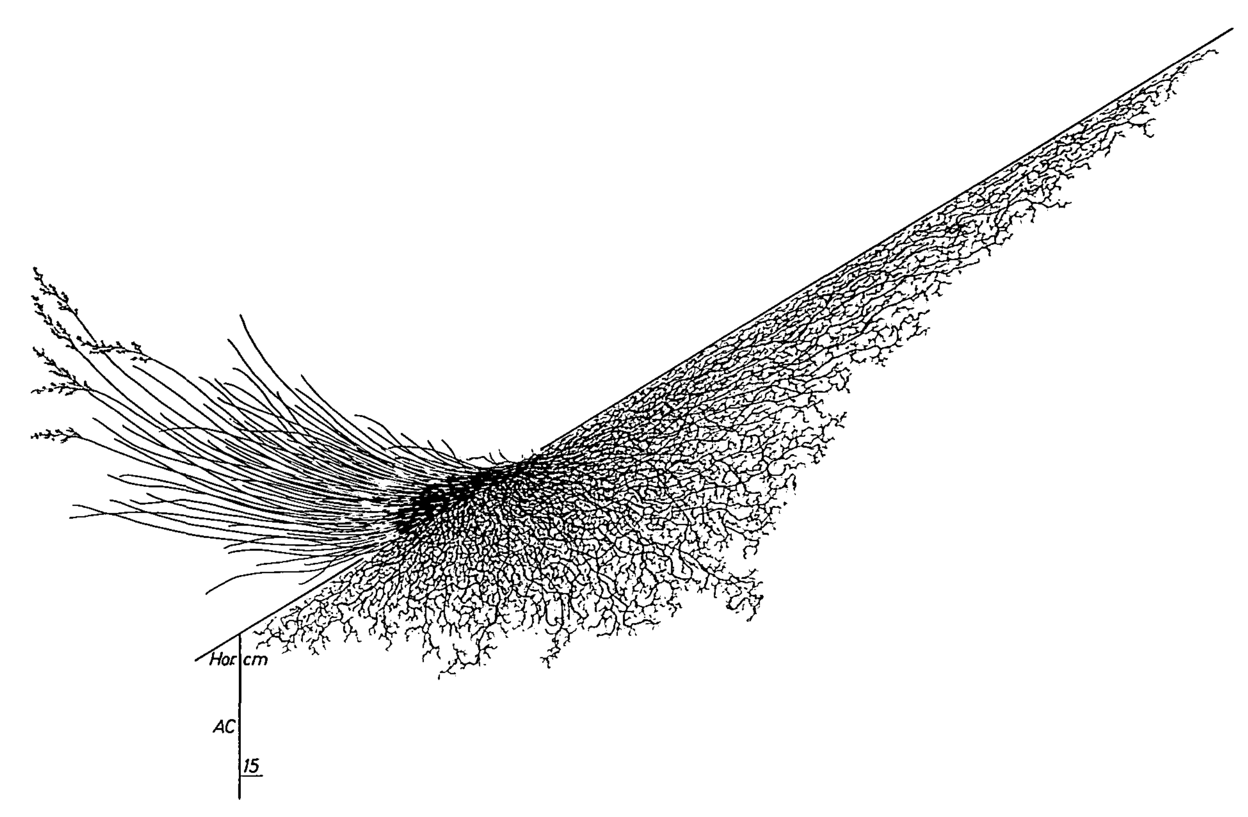


Abb. 119: Glatter Bunt-Schwingel *Festuca calva*, an südseitiger Schutthalde auf initialer Schutt-Rendsina, Hochstuhl, Karawanken, 1830 m NN. Hor.: AC Kalkgrus mit Humuseinmengung.

Der **Glatte Bunt-Schwingel** *Festuca calva* (Abb. 119) tritt in Südkärnten und in Ost-Tirol in der subalpinen Stufe bestandbildend an südseitigen Schutthalden auf. Sein kennzeichnendes und regional begrenztes Auftreten unter ganz bestimmten Umweltbedingungen rechtfertigt die Fassung eines Festucetum calvae innerhalb des Thlaspion rotundifolii (KUTSCHERA, Vortragsmanuskript). Die dichten Horste, die häufig in Richtung Schuttbewegung nach unten gerichtet sind, bilden auf engem Raum eine große Anzahl sproßbürtiger Wurzeln. Ihre zusätzlich starke Feinverzweigung bewirkt eine intensive Bindung des Feinschutts mit dem darin angesammelten Humus. Mit zunehmender Humusanreicherung in den obersten Schichten erfolgt ein allmähliches Zusammenfließen der Horste zu dichten Beständen. Die Bestände sind sehr widerstandsfähig gegen Überrollung durch Schutt. Ihre Vernichtung ist nur durch höhere Überschüttung möglich.

Der **Zweizeilige Grannenhafer** *Trisetum distichophyllum* (Abb. 120) wächst vorwiegend in der subalpinen und in der alpinen Stufe auf kalkreichem Feinschutt über zerklüftetem Fels oder auf tiefreichendem Schutt. Er gilt als Kennart des Athamanto – Trisetetum distichophylli (Petasition). Von der gestauchten Grundachse gehen Laub- und Blütentriebe und unter Flur

kriechende Sproßtriebe aus, die endwärts in aufrecht wachsende Laubsprosse übergehen. Von den aufsteigenden Laubtrieben gehen wieder Kriechsprosse aus. Dieses Kriechsproßsystem erlaubt es der Pflanze, sich im Schutt auszubreiten und Überrollung durch Schutt zu ertragen. Die Sproßwurzeln entspringen gebündelt am Grunde gehäuft auftretender Sproßtriebe. Sie breiten sich vorwiegend in den oberen Bodenschichten aus. Auf tiefreichendem Schutt dringen einige auch tiefer in den Rohboden ein. Die Feinverzweigung der sehr dünnen Wurzeln ist groß. Die Faserwurzeln treten je nach Ansammlung von Feinmaterial zwischen den Steinen nestartig gehäuft auf.

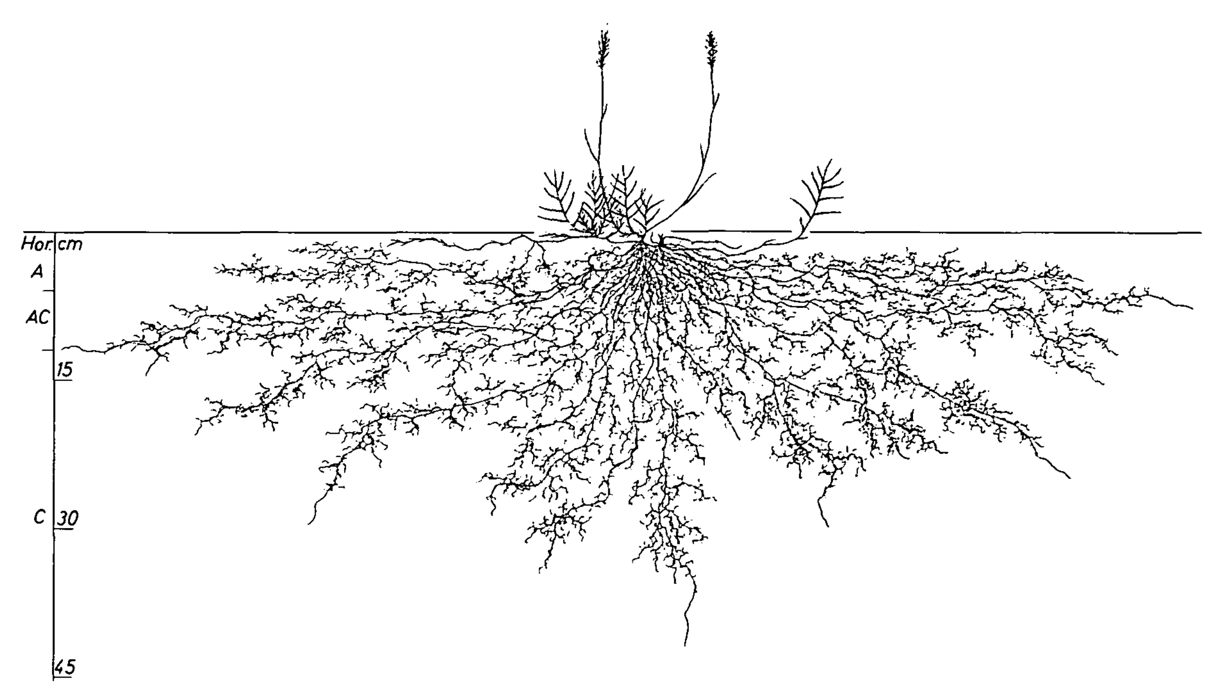


Abb. 120: Zweizeiliger Grannenhafer *Trisetum distichophyllum*, an schattseitiger Schutthalde auf Kalkschutt-Rendsina, Hochstuhl, Karawanken, 1510 m NN. Hor.: A Feinmoder mit Kalkgrus, AC etwas Feinmoder zwischen Kalkgrus, C Kalkgrus und -schutt.

Der **Schlaffe Schwingel** *Festuca laxa* (Abb. 121) ist ein Endemit der südöstlichen Kalkalpen (ADLER et al., 1994). Er wächst in den Karawanken in schattigen subalpinen Schutthalden, wenn diese eine Auflage von humosem Feinschutt aufweisen. Das Gras verbreitet sich vegetativ durch Ausläufer dadurch, daß am Grunde der abgestorbenen Laubtriebe wieder Ausläufer hervorgehen. Auf diese Weise kann es bei ausreichendem Feinmaterial schüttere Rasen bilden. Die im Alter braunen Wurzeln treten am Grunde der Laubtriebe gebündelt auf. Sie erschließen vor allem die oberen, weniger grobsteinigen Schichten. Ihre Feinverzweigung ist groß.

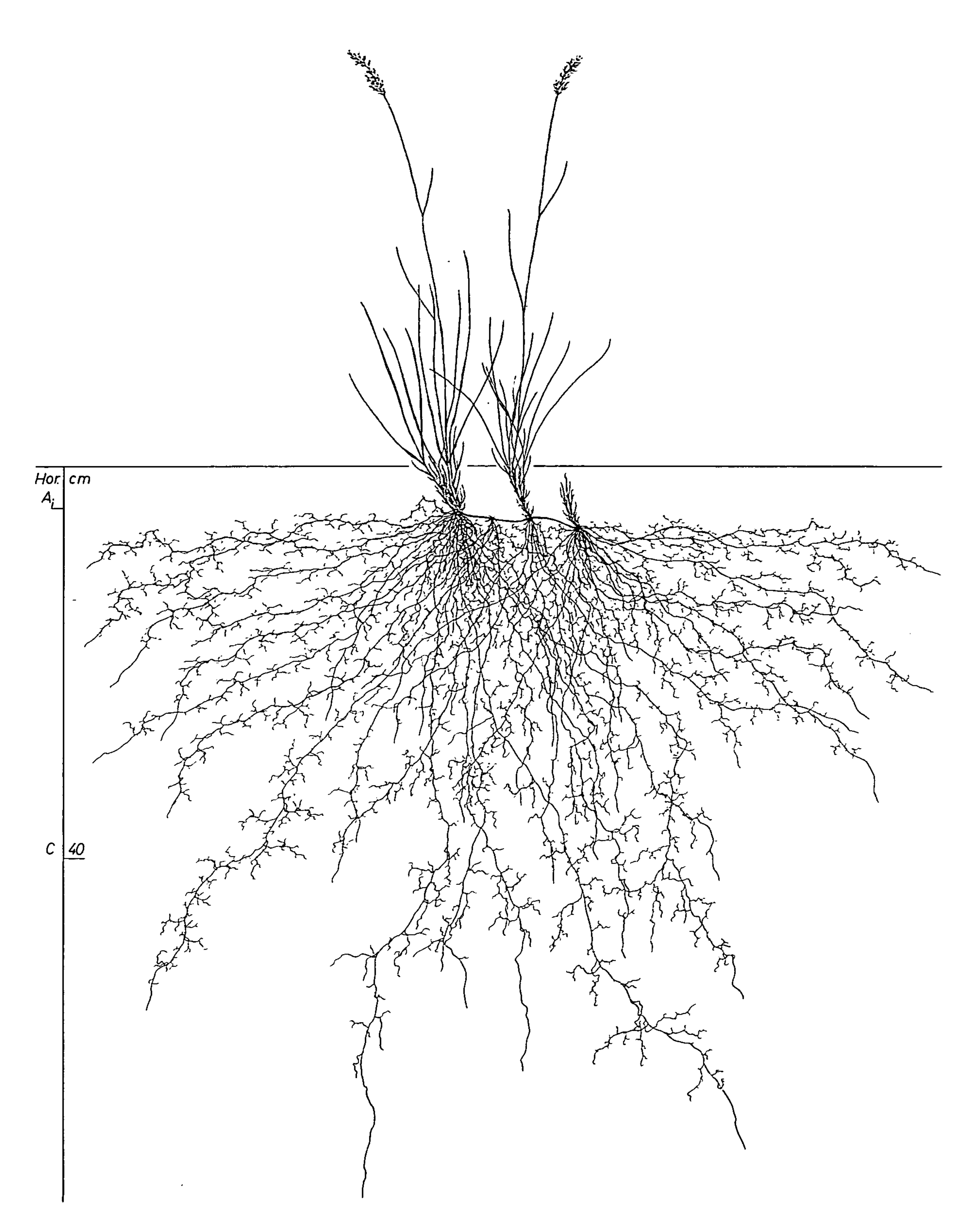


Abb. 121: Schlaffer Schwingel *Festuca laxa,* an schattseitiger Schutthalde auf Kalkschutt-Rendsina, Hochstuhl, Karawanken, 1510 m NN. Hor.: A_i unregelmäßig humoser Feinschutt, C Kalkgrus und -schutt.

Das **Südalpen-Hornkraut** *Cerastium carinthiacum* (Abb. 122) wächst vorwiegend in der subalpinen Stufe in Fels- und Kalkschuttfluren, wenn die obersten Bodenschichten ausreichend Feinmaterial aufweisen. Es gilt als Kennart des Thlaspion rotundifolii mit Schwerpunkt im Thlaspietum rotundifolii. Von der gestauchten Grundachse zweigen Ausläufer ab, die mit Feinmaterial bedeckt sind. Endwärts gehen sie mit ihren Verzweigungen in aufwärts wachsende Laubtriebe über. Am Grunde der gebündelten Laubtriebe befinden sich polwurzelartig verdickte Wurzeln. Es ist schwer zu entscheiden, ob es sich dabei um eine Polwurzel oder um eine Sproßwurzel handelt. Denn in einem zusammenhängenden Sproßsystem können mehrere verdickte Wurzeln auftreten. Die Wurzeln wachsen in dem hohlraumreichen Schutt vorwiegend nach unten. Ihre Verzweigung in viele zarte Wurzeln nimmt endwärts zu.

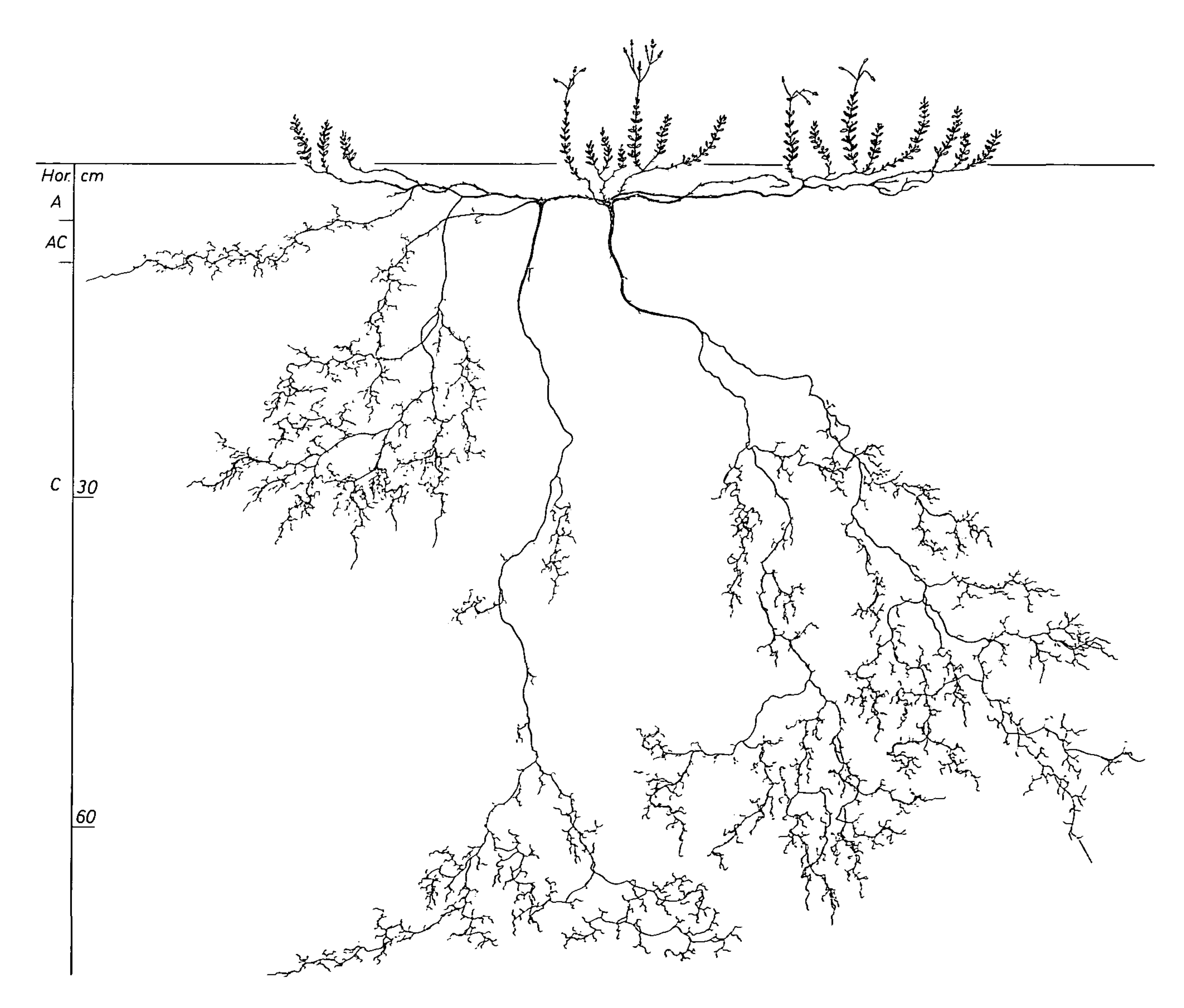


Abb. 122: Südalpen-Hornkraut *Cerastium carinthiacum*, an schattiger Schutthalde auf Kalkschutt-Rendsina, Hochstuhl, Karawanken, 1510 m NN, Hor.: A feinmoderreicher Grus, AC unregelmäßig humoser Grus, C Grus und Schutt.

Das **Alpen-Leinkraut** *Linaria alpina* ssp. *alpina* (Abb. 123) ist in der montanen Stufe nur als Flußbegleiter an Schotterbänken zu finden. Am häufigsten wächst es in der subalpinen und alpinen Stufe in ausreichend mit Schnee bedeckten Schuttfluren mit basenreichem Gestein. Gelegentlich ist es bis in die nivale Stufe zu verfolgen. Es gilt als Kennart der Thlaspietea rotundifolii. Die Pflanze bildet zahlreiche Hypocotylknospen. Die daraus hervorgehenden Hypocotylsprosse sind einjährig. Sie können 3 Jahre lang erneuert werden. Die Internodien der unteren, kriechenden Hypocotylsprosse sind verlängert. Die Sprosse, die mit bleichen Schuppenblättern bedeckt sind, können daher rel. weit kriechen. Wenn sie überschüttet werden, können sie den Schutt durchdringen und an ihren aufsteigenden Enden wieder Laubblätter entwickeln. An den oberen Hypocotylsprossen sind die Internodien nicht verlängert. Sie sind normal beblättert und schließen mit einem Blütenstand ab. Die Polwurzel ist stets gut entwickelt. Sie verzweigt sich aber frühzeitig in annähernd gleich dicke Seitenwurzeln. Durch die Schuttbewegung kann ihr oberer Teil leicht nach unten verlagert werden. Die Wurzeln breiten sich in den oberen und mitteltiefen Bodenschichten aus. Die Feinverzweigung ist ziemlich groß.

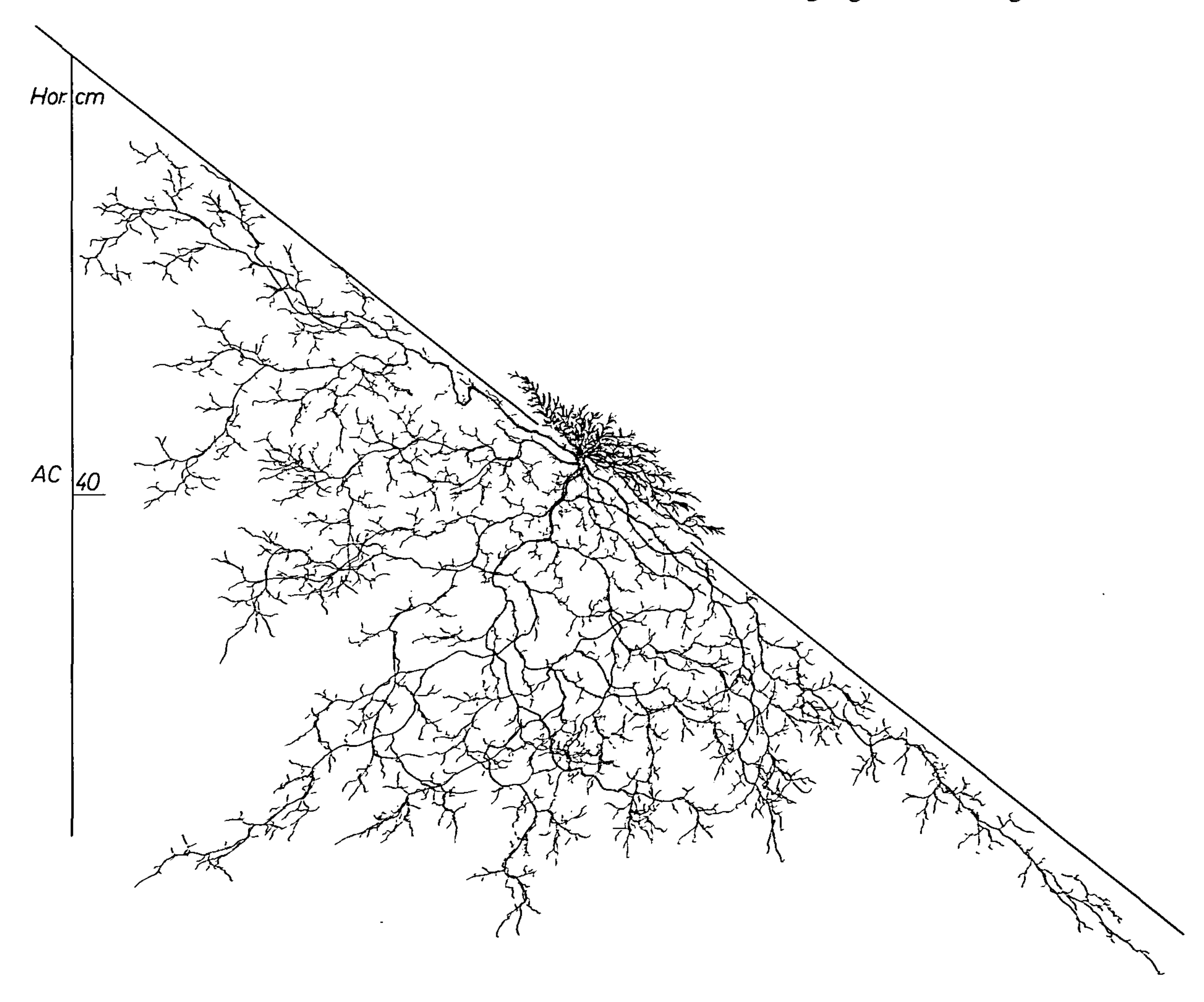


Abb. 123: Alpen-Leinkraut *Linaria alpina* ssp. *alpina*, an südseitiger Schutthalde, Villacher Alpe, 1920 m NN. Hor.: AC Kalkschutt mit Humuseintrag.

Die **Rasen-Glockenblume** *Campanula cespitosa* (Abb. 124) wächst in der montanen Stufe in Kiefernwäldern auf flachgründigen, steinigen Böden sowie in Geröllfluren und in Ritzen von Felsen. In der subalpinen Stufe ist sie häufig im ruhenden Schutt mit Feinsedimentauflage in den Gesellschaften der Thlaspietalia zu finden. Von ihrer gestauchten Grundachse, die wegen Überrollung tiefer unter Flur liegen kann, gehen niederliegende oder aufsteigende Sproßtriebe aus. Diese können länger werden und so das rasige Auftreten der Pflanze erleichtern. Am Grunde der Sproßtriebe können Wurzeln entspringen. Die Hauptbewurzelung bildet aber die Polwurzel mit ihren Verzweigungen. Die Wurzeln können in den Schutt tiefer eindringen. Die Faserwurzeln treten, je nach Ansammlung des Feinmaterials, zwischen den Steinen gehäuft auf.

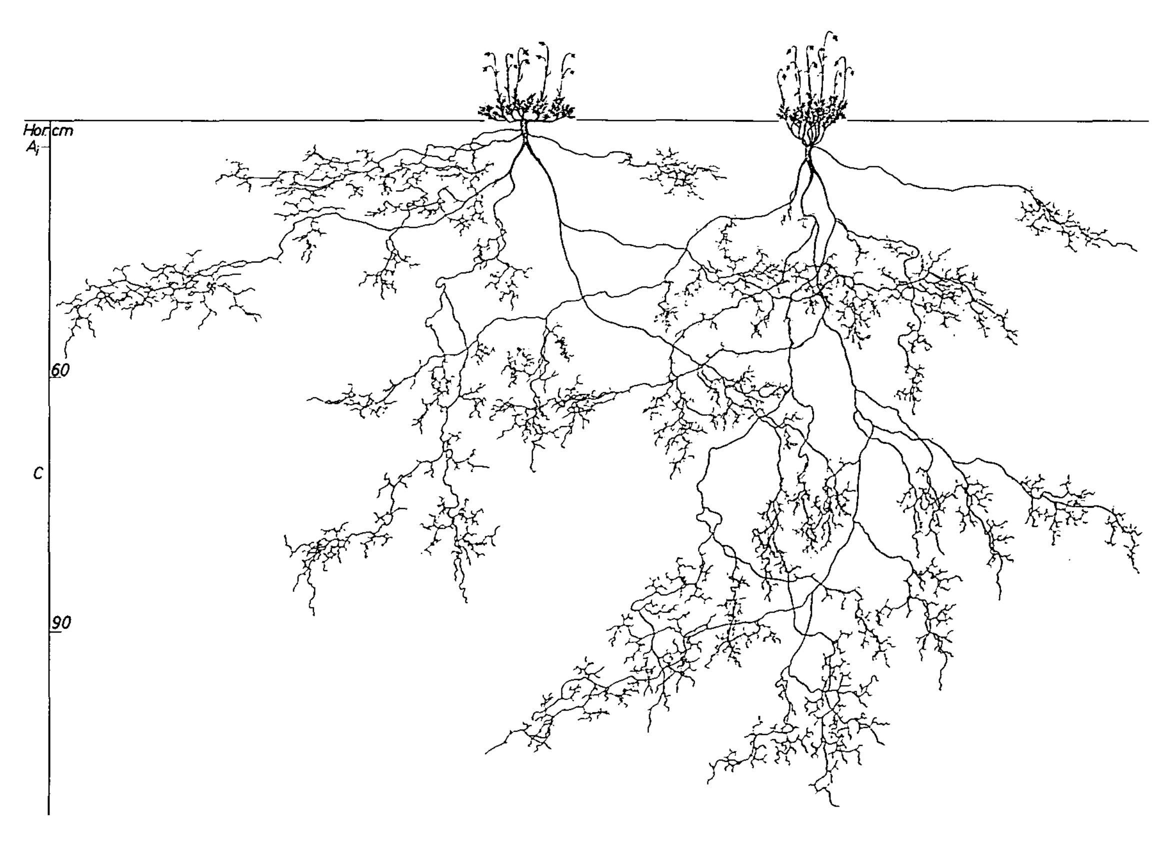


Abb. 124: Rasen-Glockenblume *Campanula cespitosa*, schattige Schutthalde, initiale Kalkschutt- Rendsina, Hochstuhl, Karawanken, 1510 m NN. Hor.: A_i unregelmäßig moderiger Feinschutt, C Grus und Schutt.

Das **Zwerg-Täschelkraut** *Thlaspi minimum* (Abb. 125) wächst in Südkärnten in der subalpinen und alpinen Stufe vorwiegend in Kalkschuttfluren in den Gesellschaften des Thlaspion rotundifolii. Die Grundachse verzweigt sich in mehrere aufrecht wachsende Laub- und Blütentriebe. Mit seinem gedrungenen Sproß und seiner kräftigen Polwurzel kann es auch zwischen gröberem Schutt aufkommen. Die Seitenwurzeln wachsen erst in den tieferen, feuchteren Bodenschichten zu langen Wurzelsträngen heran. Sie breiten sich mit ihren Verzweigungen vorwiegend seitwärts aus. Die vorwüchsige Polwurzel dringt ziemlich tief in den Boden ein. Die dünnen Seitenwurzeln laufen oft fadenförmig aus.

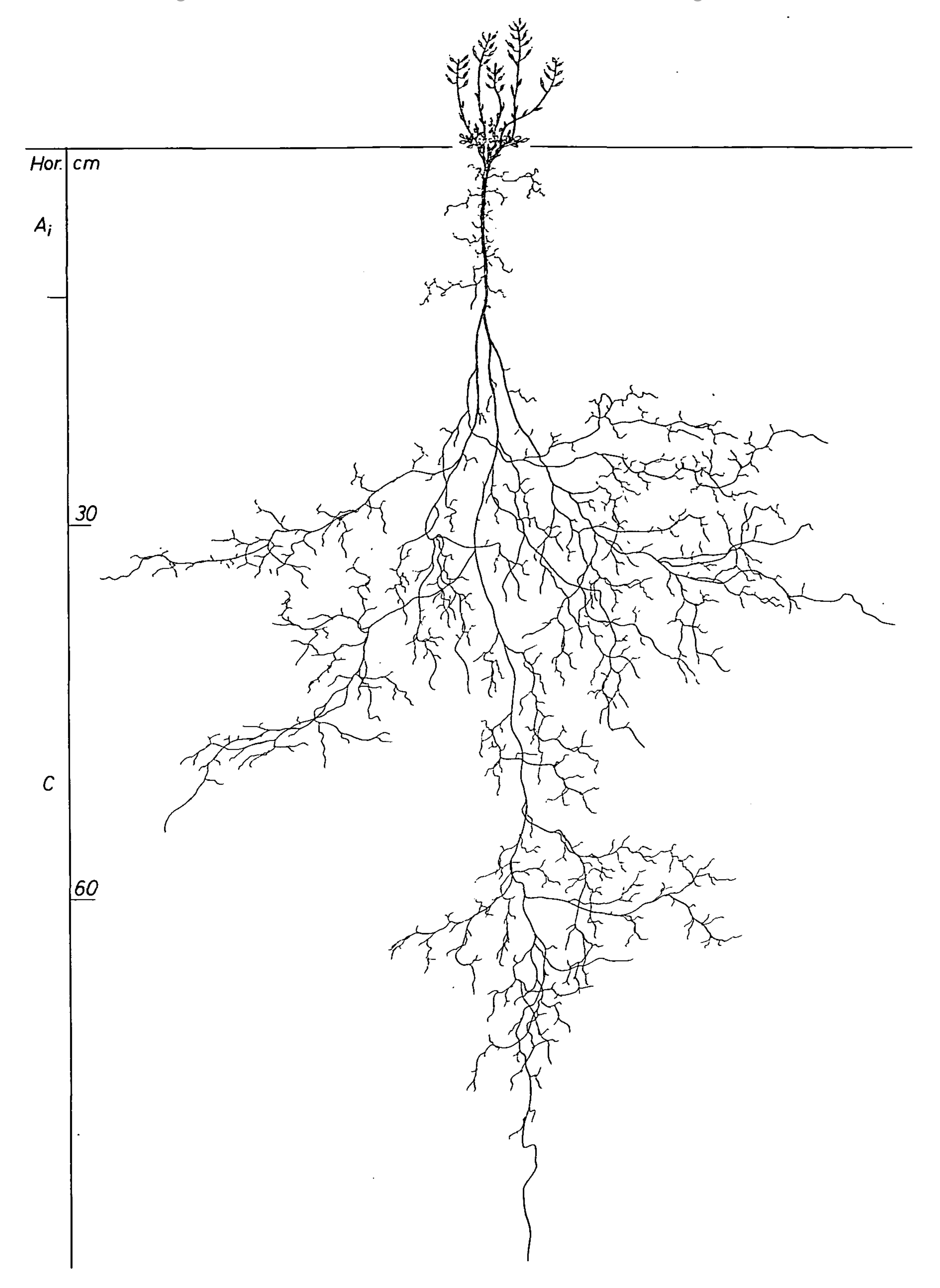


Abb. 125: Zwerg-Täschelkraut *Thlaspi minimum*, an schattiger Schutthalde auf initialer Kalkschutt-Rendsina, Hochstuhl, Karawanken, 1510 m NN. Hor.: A_i unregelmäßig verteilter Moder in Kalkgrus. C Schutt und Grus.

Das **Rundblättrige Täschelkraut** *Thlaspi rotundifolium* (Abb. 126) ist in der alpinen Stufe die klassische Art der Kalkschuttfluren. Es gilt als Kennart des Thlaspietum rotundifolii (Thlaspion rot.). An der gestauchten Grundachse entstehen zahlreiche aufstrebende Achsentriebe, die in Laub- und Blütentriebe übergehen. Nach Überrollen mit Schutt verzweigen sich die älteren, dickeren Achsentriebe wieder in aufstrebende Triebe, von denen keine Sproßwurzeln hervorgehen. In dieser Hinsicht verhält sich die Art wie das Obir-Steinkraut *Alyssum ovirense,* das aber viel mehr aufstrebende Achsentriebe bildet (vgl. Abb. 127). Die Polwurzel ist deutlich vorwüchsig, tiefstrebend und in mehrere lange Seitenwurzeln verzweigt.

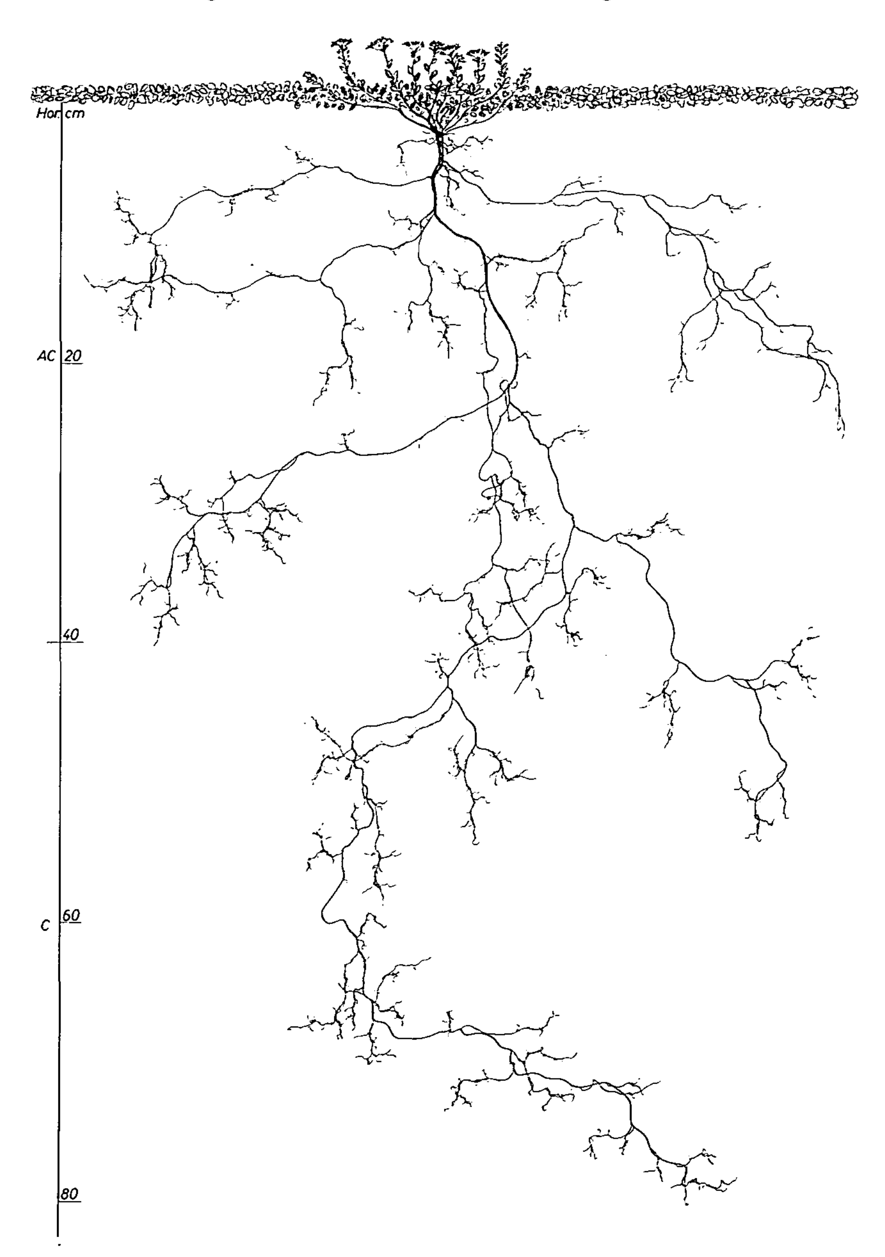


Abb. 126: Rundblättriges Täschelkraut *Thlaspi rotundifolium,* an südseitiger Kalkschutthalde auf initialer Schuttrendsina, Julische Alpen, 1960 m NN, Hor.: AC Moderhumus in Kalkschutt, C Kalkschutt.

Das **Obir-Steinkraut** *Alyssum ovirense* (Abb. 127) wächst in den Südostalpen in der alpinen Stufe vereinzelt in Fels- und vor allem in Schuttfluren auf Kalk. An der gestauchten Grundachse entspringen aufstrebende Achsentriebe. Nach Überrollen mit Schutt verzweigen sich die älteren, dicker gewordenen Achsentriebe neuerlich in jüngere, aufstrebende Triebe. Je öfter sich dieser Vorgang wiederholt, umso tiefer kommt die Polwurzel zu liegen. Die Achsentriebe, die im Schutt verlaufen, bilden keine Sproßwurzeln. Die Bewurzelung geht nur von der stets kräftigen Polwurzel aus. Sie verzweigt sich im dickeren Teil in einige kräftige plagiotrop wachsende Seitenwurzeln. Der vorwüchsige Teil der Polwurzel wächst meist schräg abwärts. Mit Aufhören des Humuseintrages in den Schutt verzweigt sich die Polwurzel abermals in lange Seitenwurzeln. Die langen Wurzelstränge dringen nicht in den humusfreien Schutt ein, sondern breiten sich seitwärts aus.

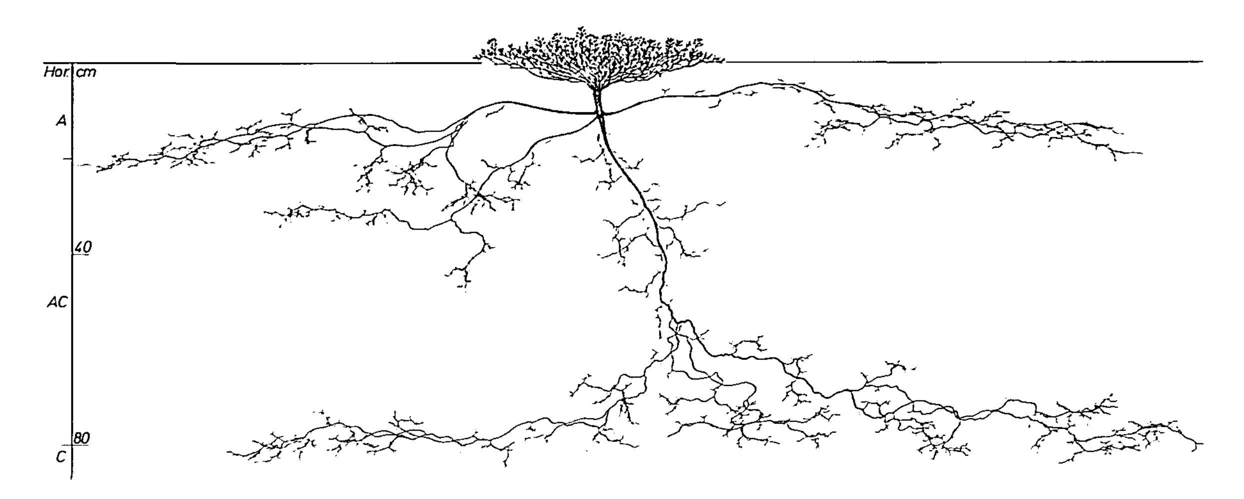


Abb. 127: Obir-Steinkraut *Alyssum ovirense,* an südseitiger Kalkschutthalde auf Schuttrendsina, Julische Alpen, 1950 m NN, Hor.: A Feinmoder mit feinem Kalkschutt, AC Feinmoder in Kalkschutt, C Kalkschutt.

Die **Österreichische Miere** *Minuartia austriaca* (Abb. 128) kommt von der hochmontanen bis in die alpine Stufe vor. Sie ist eine typische Kalkschuttpflanze und gilt deshalb als Kennart der Thlaspietalia rotundifolii. Nach Überrollen mit Schutt kann sie noch aus einer Tiefe von 10-15 cm aufwärts wachsende Laubsprosse entwickeln. Entlang der unterirdisch verlaufenden Sproßabschnitte entstehen kurze, reich verzweigte Sproßwurzeln. Die deutlich hervortretende Polwurzel verzweigt sich sehr bald in mehrere lange, annähernd gleich dicke Seitenwurzeln. Sie breiten sich erst im feuchteren Schutt seitwärts aus. Die Polwurzel erschließt mit den weiter unten ansetzenden Seitenwurzeln die tieferen Bodenschichten. Die abgebildete Jungpflanze zeigt, wie ausgeprägt das Tiefenstreben der Wurzeln auf dem hohlraumreichen, trockeneren Schotterboden gegenüber den feuchten, feinerdereichen Böden in gleicher Höhenlage ist. Erst nachdem die Wurzeln eine Tiefe von ca. 60 cm erreicht haben, beginnen sie sich in dünne Seitenwurzeln zu verzweigen. Der Faserwurzelbesatz ist durchwegs groß.

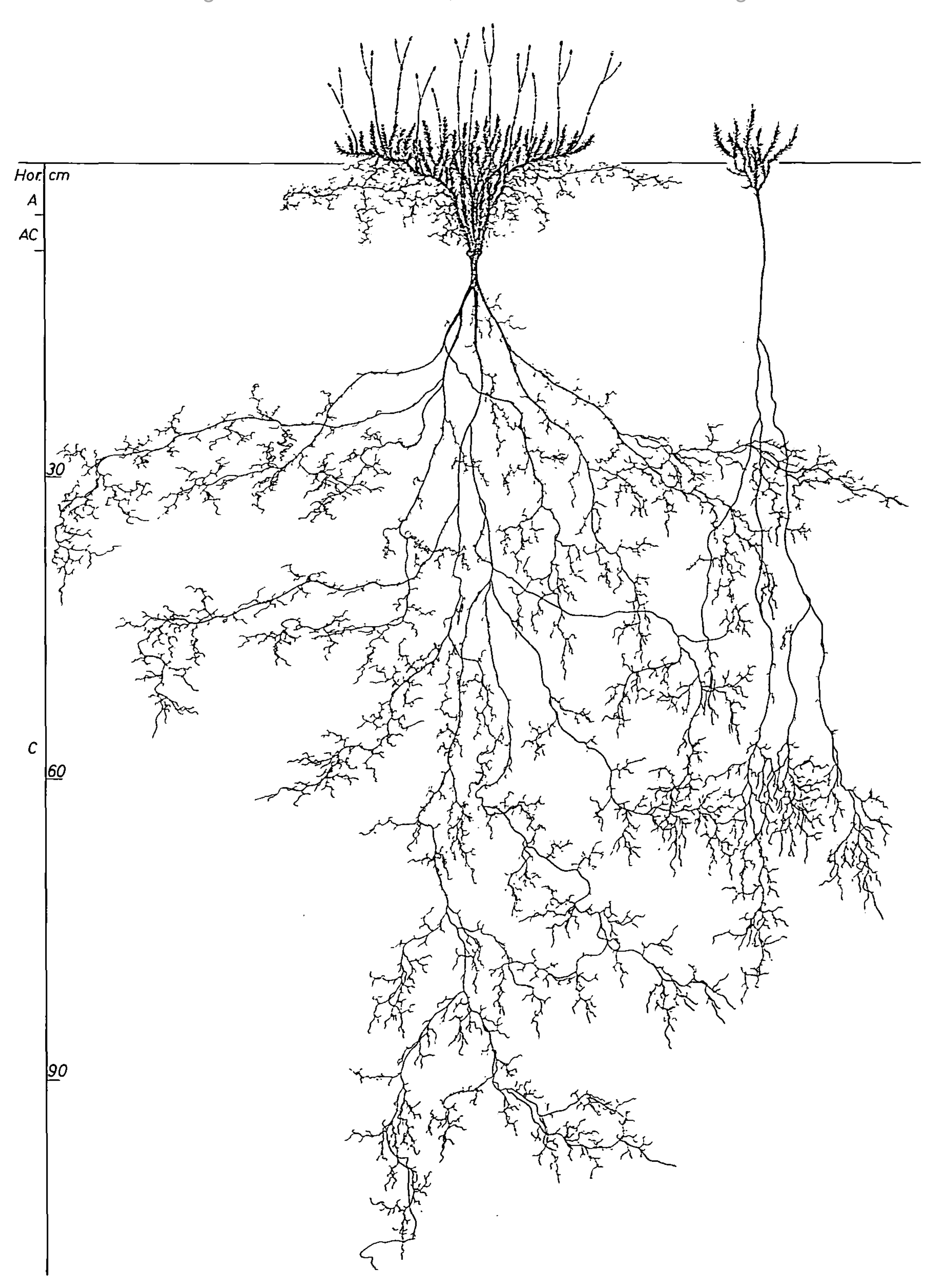
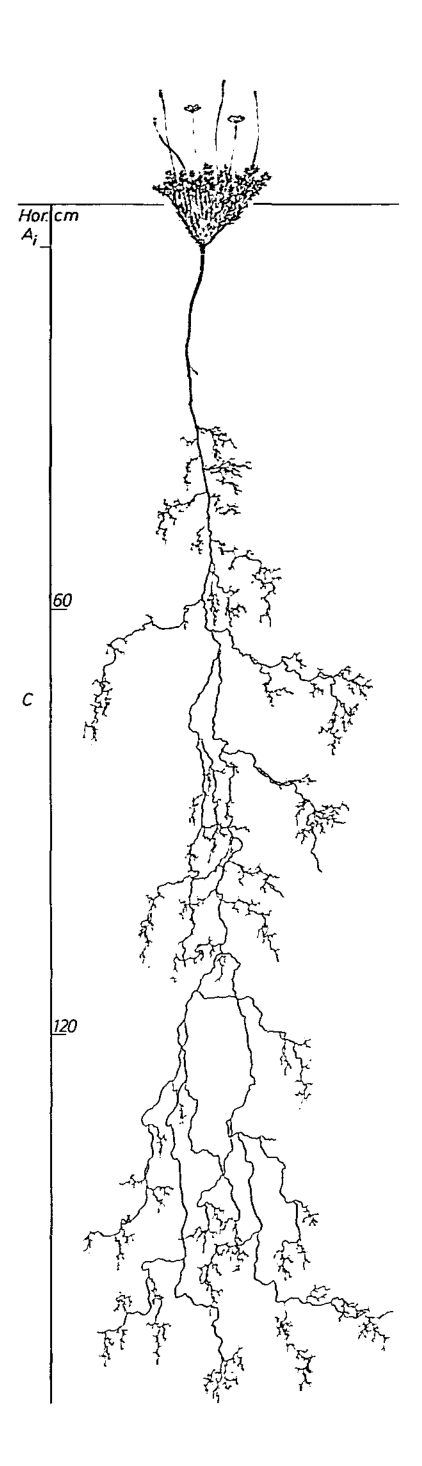


Abb. 128: Österreichische Miere *Minuartia austriaca*, an schattiger Schutthalde auf Kalkschutt-Rendsina, Hochstuhl, Karawanken, 1510 m NN. Hor.: A Moderhumusreicher Grus, AC unregelmäßig verteilter Moder in Kalkgrus, C Grus und Schutt.



Der **Karawanken-Alpenmohn** *Papaver alpinum* ssp. *kerneri* (Abb. 129) kommt in den südöstlichen Kalkalpen in der subalpinen und in der alpinen Stufe vor. Er ist weitgehend an Kalkschutt gebunden und gilt deshalb als Kennart des Thlaspietum rotundifolii (Thlaspion rot.). Er erträgt das Überrollen mit Schutt. Aus der überlagerten, gestauchten Grundachse bilden sich neuerdings in polsterförmiger Anordnung aufstrebende Blatt- und Blütentriebe. Die stets vorhandene lange Polwurzel verzweigt sich erst in den tieferen, feuchteren Schichten. Das Abwärtsstreben der Wurzeln ist vorherrschend. In stärker bewegtem Schutt kann der obere Teil der Polwurzel abwärts verlagert werden (Abb. 130). In diesem Fall sind die hangaufwärts wachsenden Wurzeln häufig hakig umgebogen. Die Wurzeln sind hellbraun.

Abb. 129: Karawanken-Alpenmohn *Papaver alpinum* ssp. *kerneri*, an schattiger Schutthalde auf initialer Kalkschutt-Rendsina, Hochstuhl, Karawanken, 1510 m NN. Hor.: A_i Moderhumus in Kalkschutt, C Grus und Schutt.

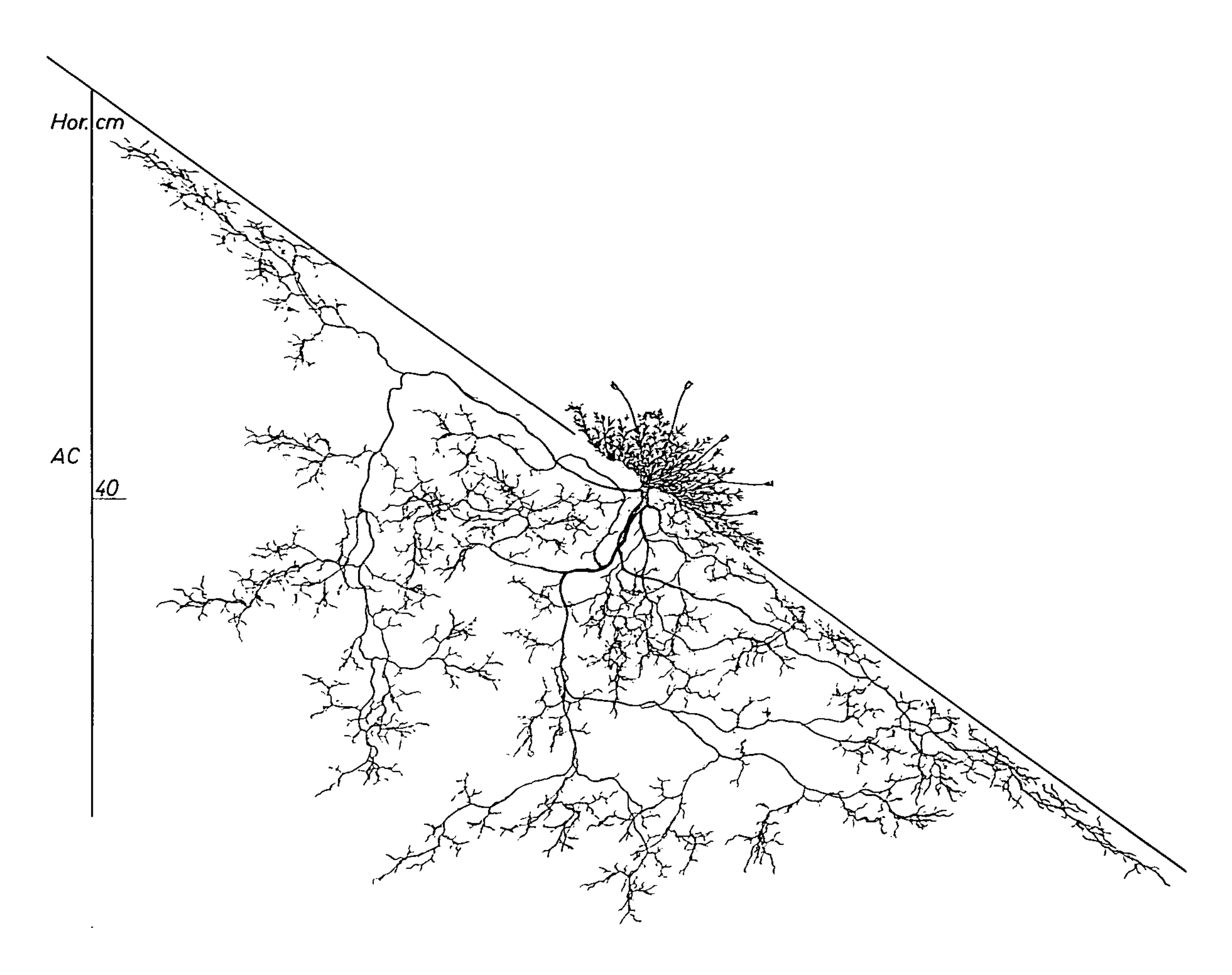


Abb. 130: Karawanken-Alpenmohn *Papaver alpinum* ssp. *kerneri*, an südseitiger Schutthalde, Petzen, Kärnten, 1940 m NN, Hor.: AC Kalkschutt mit Humuseintrag, Humus pechschwarz.

Der **Schild-Ampfer** *Rumex scutatus* (Abb. 131) ist außerhalb der Alpen eine Pflanze der wärmeliebenden Kalkschutt-Gesellschaften (Stipion calamagrostis). Innerhalb dieser gilt er als Kennart des Rumicetum scutati. In den Alpen ist er eine reg. Kennart der Steinschutt- und Geröll-Gesellschaften (Thlaspietea rotundifolii). Er wächst in der montanen und subalpinen Stufe auf Silikat- und auf Kalkschutt. Die gestauchte Grundachse bildet zahlreiche niederliegende, endwärts aufsteigende Laubtriebe. Entlang den niederliegenden Abschnitten wurden keine Sproßwurzeln festgestellt. Wegen seiner Vorliebe für wärmere, oberbodentrockenere Lagen dürfte er weniger zur Bildung von Sproßwurzeln neigen. Umso kräftiger entwickelt ist die Polwurzel. Ihre deutliche Vorwüchsigkeit endet erst in den tieferen, gleichmäßiger feuchten Schichten, in denen sie sich in annähernd gleich dicke Seitenwurzeln verzweigt. Mit diesen breitet sie sich unter reichlicher Verzweigung und Bildung vieler Windungen um die Steine seitwärts aus. Beachtlich ist das große Tiefenstreben und die starke Bewurzelung des rel. kleinen Sprosses.

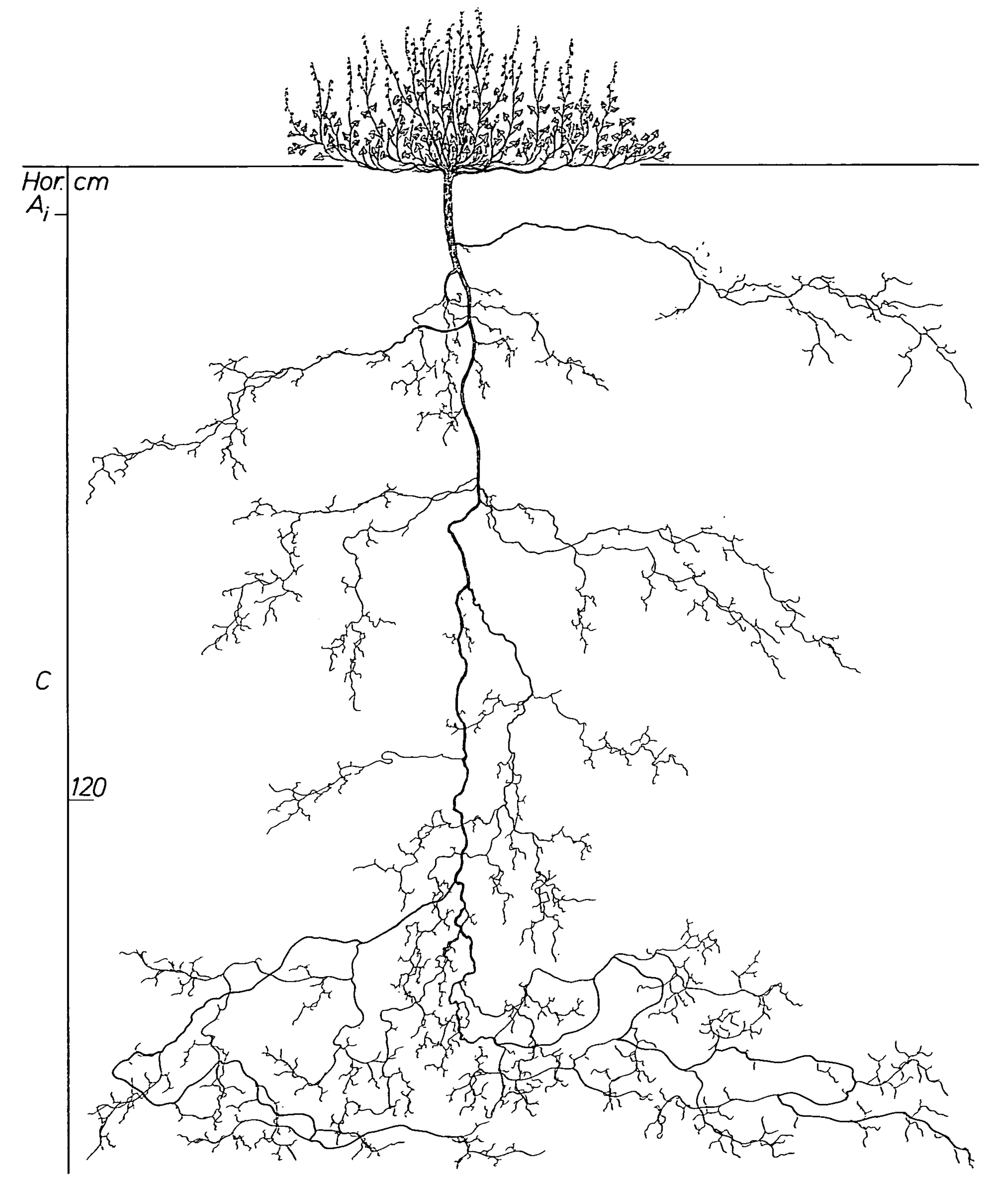


Abb. 131: Schild-Ampfer *Rumex scutatus*, an schattiger Schutthalde auf initialer Schutt-Rendsina, Hochstuhl, Karawanken, 1510 m NN. Hor.: A_i Moderhumus in Kalkschutt, C Grus und Schutt.

Die **Dolomit-Nelke** *Dianthus monspessulanus* ssp. *waldsteinii* (Abb. 132) wächst in den südöstlichen Kalkalpen vorwiegend in der subalpinen und alpinen Stufe auf Kalk- und Dolomitschutt und in Blaugrasrasen über flachgründigen Gesteinsböden. Die gestauchte Grundachse bildet mehrere niederliegende Sproßachsen, von denen aufwärtswachsende Laub- und Blütentriebe abzweigen. Auffallend ist, daß die überdeckten, kriechenden Sproßachsen in den steinigen Böden keine Sproßwurzeln bilden. Hingegen ist die Prachtnelke *Dianthus superbus*, die auf feuchteren Standorten wächst, entlang den flurnahen, weit hinkriechenden Ausläufern durchwegs mit Sproßwurzeln besetzt. Ihre Polwurzel stirbt aber frühzeitig ab (KUTSCHERA & LICHTENEGGER, 1992). Die Dolomit-Nelke entwickelt eine starke, vorwüchsige Polwurzel. Im oberen verdickten Teil weist sie leicht erhöhte Wurzelansätze auf, die im trockenen Schutt nicht auswachsen konnten. In den tieferen, feuchteren Schichten beendet sie ihr Tiefenstreben unter Bildung mehrerer seitwärts verlaufender Seitenwurzeln.

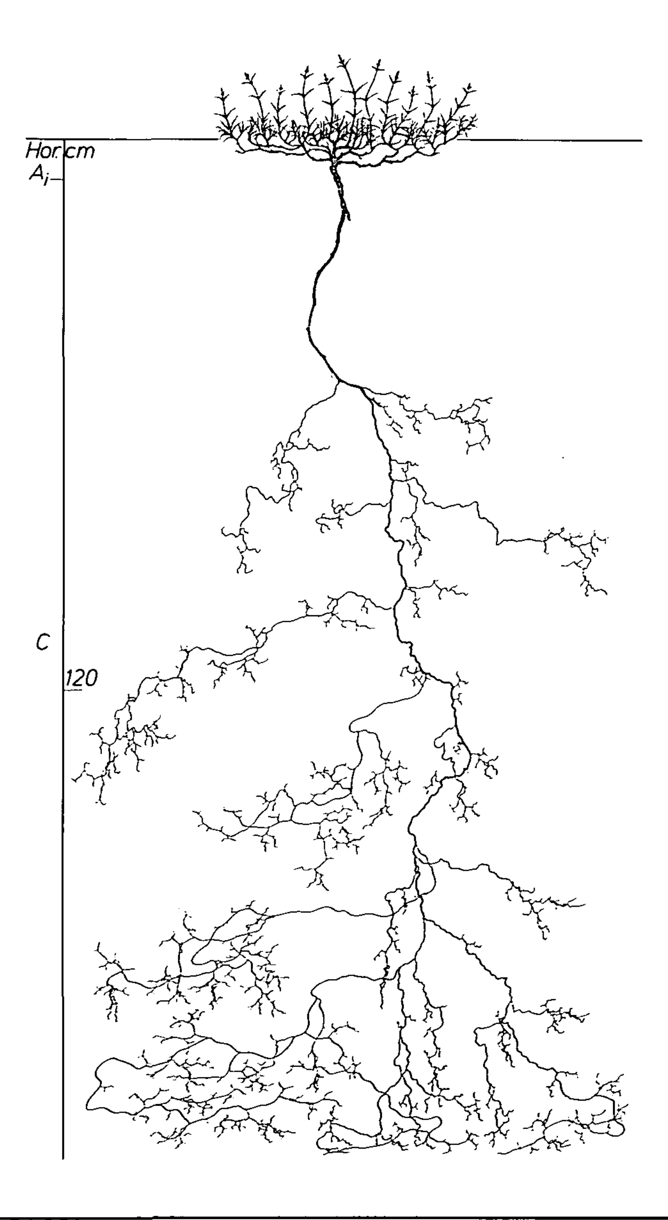


Abb. 132: Dolomit-Nelke *Dianthus monspessulanus* ssp. *waldsteinii*, an nordseitiger Schutthalde auf initialer Schutt-Rendsina, Hochstuhl, Karawanken, 1510 m NN, Hor.: A_i Moderhumus in Kalkschutt, C Grus und Schutt.

Das **Schutt-Leimkraut** *Silene vulgaris* ssp. *glareosa* (Abb. 133) wächst vorwiegend in der subalpinen Stufe auf Kalkschutt. Es gilt als Kennart der Thlaspietea rotundifolii. OBERDORFER (1992) bezeichnet die Pflanze als Schuttkriecher. Dazu fehlen ihr lang hinkriechende, sproßbürtig bewurzelte Grundachsen, die selbständig weiterwachsen können. Die Sprosse sind vielmehr niederliegend bis aufsteigend oder vorwiegend aufsteigend, nicht wurzelschlagend und stets mit der starken Polwurzel verbunden. Diese verzweigt sich im trockenen Schutt nur in rel. kurze Seitenwurzeln. Einige davon verkümmern und verzweigen sich endwärts quastenförmig in dünne Faserwurzeln. In den tieferen Schichten verzweigt sich die Polwurzel in annähernd gleich dicke und gleich lange Seitenwurzeln, mit denen sie den tieferen, gleichmäßiger feuchten Schuttlagen zustrebt.

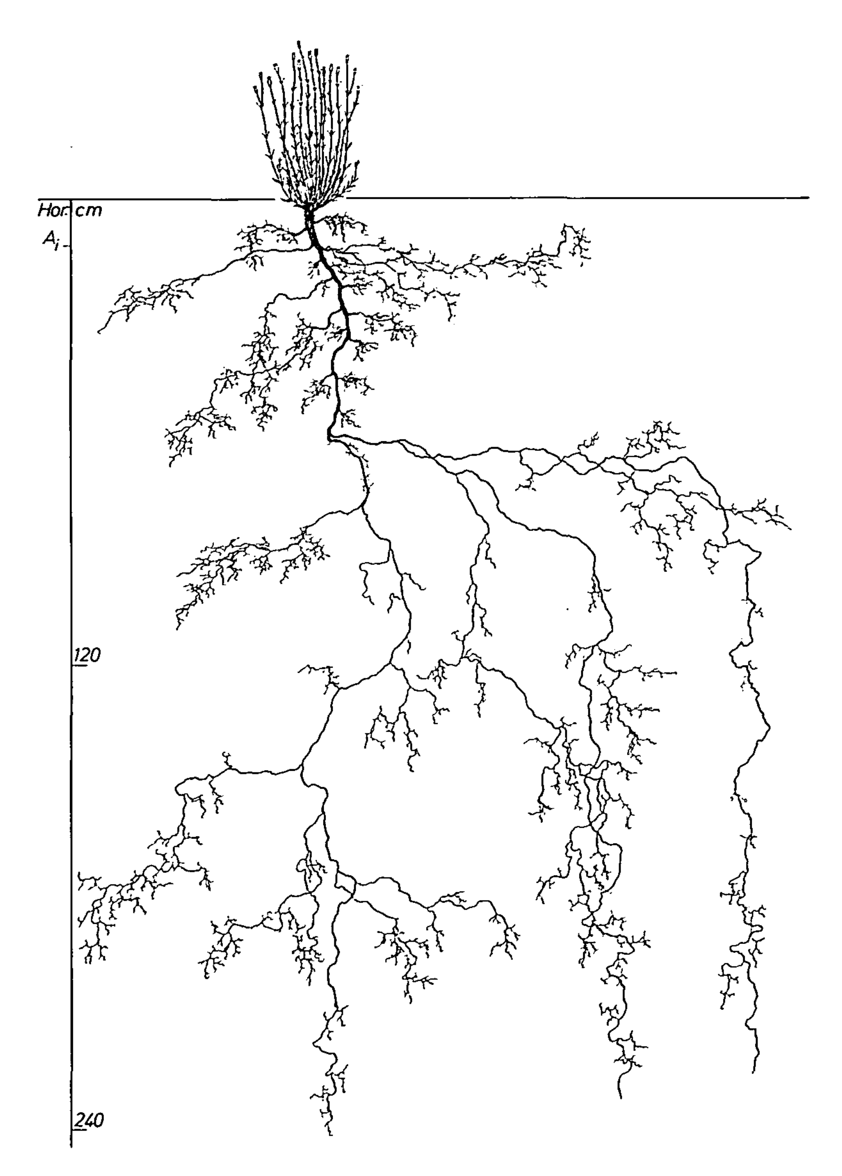


Abb. 133: Schutt-Leimkraut *Silene vulgaris* ssp. *glareosa*, an nordseitiger Schutthalde auf initialer Schutt-Rendsina, Hochstuhl, Karawanken, 1510 m NN, Hor.: A_i Moderhumus in Kalkgrus, C Grus und Schutt.

Die **Augenwurz** *Athamanta cretensis* (Abb. 134, 135) wächst hauptsächlich in der hochmontanen und subalpinen Stufe auf vorwiegend kalkreichem Schutt, aber auch in tieferen Spalten an Felswänden. Sie gilt innerhalb der hochmontanen Feinschutt-Gesellschaften (Petasition paradoxi) als Kennart des Athamanto - Trisetetum distichophylli. Die Art kann, kaum wie eine andere, das Überrollen von Steinen ertragen. Selbst aus einer verstümmelten Polwurzel können nach einer Schutt-Überlagerung von mehr als 30 cm Tiefe Sproßtriebe aufwärts wachsen, die sich in Flurnähe in Laub- und Blütensprosse verzweigen. Entlang der aufstrebenden Triebe bilden sich Sproßwurzeln, die meist kurz bleiben. Die Polwurzel verzweigt sich in lange Seitenwurzeln, mit denen sie vorwiegend abwärts wächst und in mächtigen Schuttauflagen eine beachtliche Tiefe erreicht.

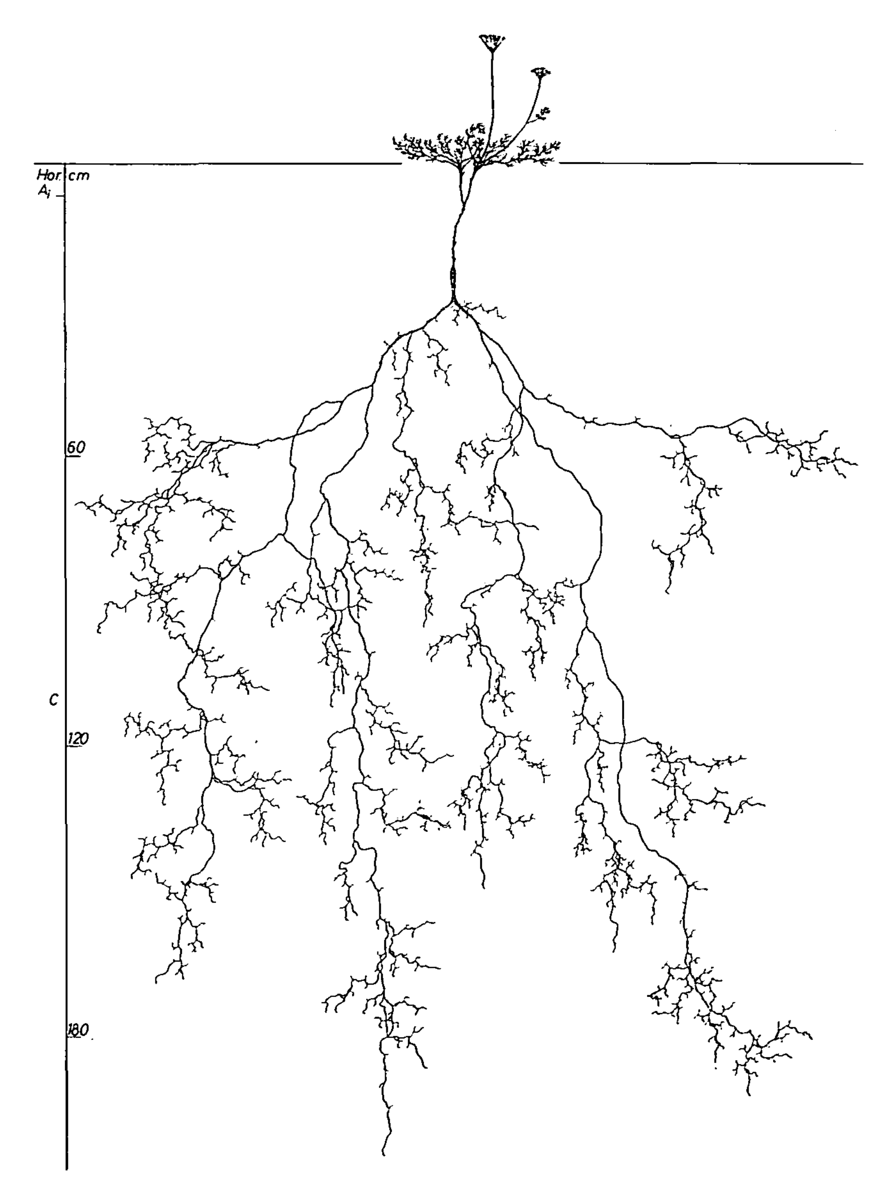


Abb. 134: Augenwurz *Athamanta cretensis*, an nordseitiger Schutthalde auf initialer Schutt-Rendsina, Hochstuhl, Karawanken, 1510 m NN, Hor.: A_i Moderhumus vermengt mit Kalkgrus, C Grus und Schutt.

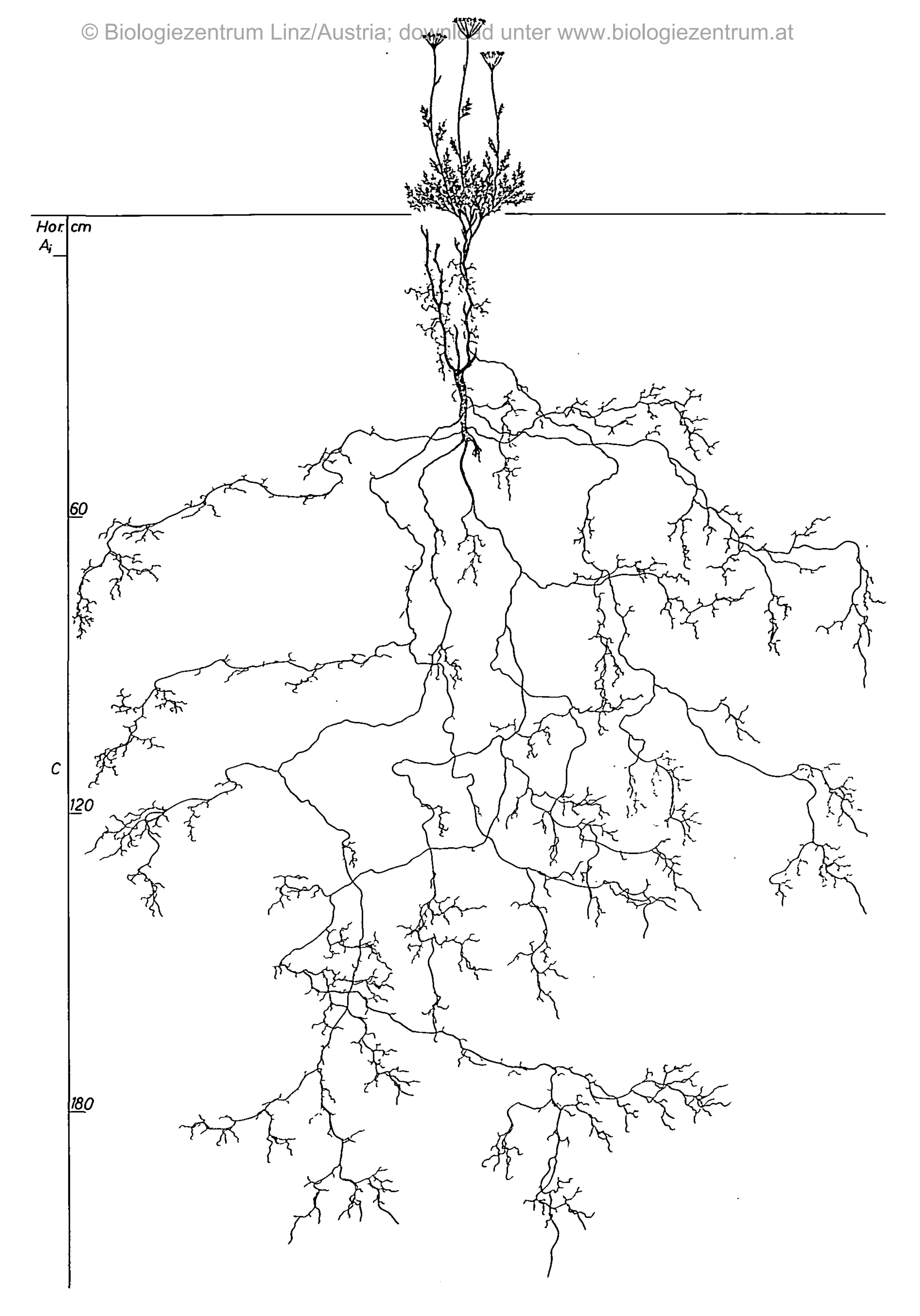


Abb. 135: Augenwurz *Athamanta cretensis*, gleicher Wuchsort wie bei Abb. 134.

Die **Weiße Schafgarbe** (Weißer Speik) *Achillea clavenae* (Abb. 136) ist keine typische Pflanze der tiefen Schuttböden. Sie kommt auf diesen nur vor, wenn eine Feinschutt- oder Sandauflage vorhanden ist. Der Schwerpunkt ihres Vorkommens liegt in den alpinen Kalkmagerrasen auf flachgründigen, steinigen oder sandigen Böden. Sie gilt daher als Kennart des Seslerio - Caricetum sempervirentis (Seslerion). Auf den meist weniger tiefgründigen Böden der Kalkmagerrasen sind Pflanzen mit vorwiegend sproßbürtiger Bewurzelung im Vorteil. Auch die Weiße Schafgarbe bildet entlang ihrer verdickten, ± langen Grundachse zahlreiche lange Sproßwurzeln. Die Polwurzel hebt sich kaum noch von den Sproßwurzeln ab. Es ist nicht immer mit Sicherheit zu erkennen, ob sie noch vorhanden ist. Auf tiefgründigem Schutt können die Wurzeln beachtliche Tiefen erreichen. Auf kompakten Gesteinsböden verlaufen sie in den wurzelgängigen Stellen zwischen den Steinen.

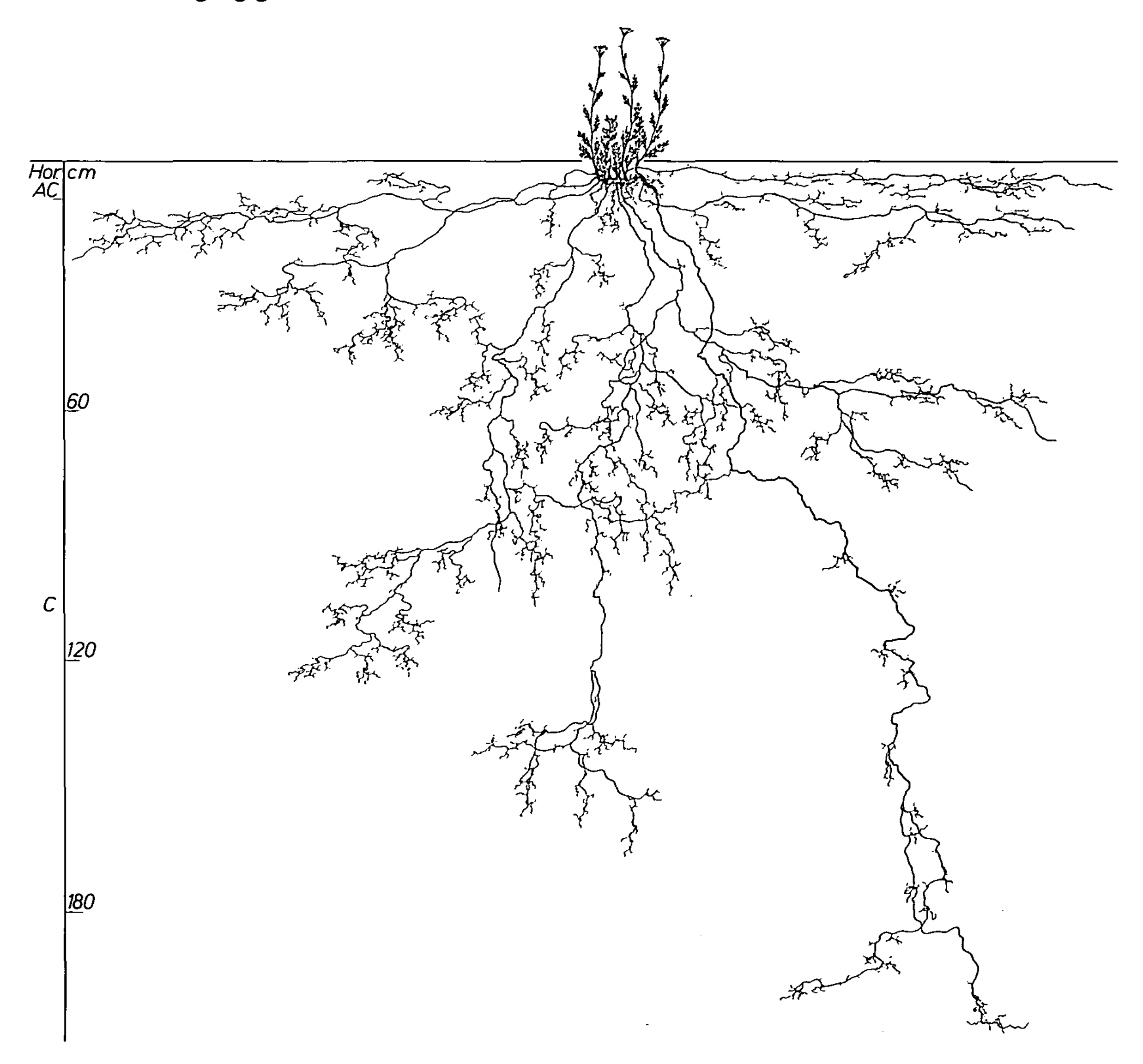


Abb. 136: Weiße Schafgarbe *Achillea clavenae*, an nordseitiger Schutthalde auf initialer Kalkschutt-Rendsina, Hochstuhl, Karawanken, 1510 m NN, Hor.: AC schwach humoser Feinschutt, C Grus und Schutt.

5.1.2.3.2. Bewurzelung von Pflanzen der Hochstaudenfluren

Übergänge zu den reifen, feinerdereichen Böden kommen dann vor, wenn in den Schutt viel Feinerde eingemengt ist. Das ist meist an Unterhängen von Schuttfächern der Fall, wo sich der Schutt mit der Feinerde vermischt. Diese Böden sind wesentlich feuchter als die Rohböden mit tiefreichendem Schutt. Wenn sie an Unterhängen, in Mulden oder in Grabeneinhängen liegen, sind sie häufig durch Sickerwasser zusätzlich grundfeucht. Solche Standorte besiedeln mit Vorliebe Hochstauden. Die Polwurzel geht in diesen feuchten Böden frühzeitig verloren. Wegen der kurzen Vegetationszeit infolge der langen Schneelage, die für die Hochstaudenstandorte kennzeichnend ist, benötigen die hochwüchsigen Pflanzen zum raschen Neuaustrieb ausreichend Reservestoffe. Eine umfangreiche Stoffspeicherung ist am besten in Rhizomen möglich. Wohl deshalb ist die Bildung von Rhizomen eines der wesentlichsten gemeinsamen Merkmale der subalpinen Hochstauden. Auch die weniger üppig wachsenden Arten auf Schuttfluren wie der Kahle Alpendost *Adenostyles glabra* oder der Großwurzel-Storchschnabel *Geranium macrorrhizum* sind Rhizompflanzen. Sie stehen daher aus ökologischer Sicht den Arten der Hochstaudenfluren näher als den typischen Arten der Schuttfluren, die meist Polwurzelpflanzen sind. Die Schuttfluren, die sie besiedeln, weisen auch einen viel größeren und tiefer reichenden Feinerdeeintrag zwischen den Steinen auf. Wenn sie weniger tief wurzeln als die hochwüchsigen Hochstauden, so liegt dies daran, daß die Böden, auf denen sie wachsen, einen geringeren und weniger tiefreichenden Feinerdeanteil aufweisen.



Abb. 137: Hochstaudenflur in sickerfeuchter Hangrinne mit vorwiegend Grauem Alpendost *Adenostyles alliaria* und Alpen-Kratzdistel *Cirsium spinosissimum*, Glocknergebiet, 2100 m NN. Foto: Lichtenegger

Der **Kahle Alpendost** *Adenostyles glabra* (Abb. 138) kommt in der montanen und subalpinen Stufe vorwiegend in Geröll- und Schuttfluren mit kalkhaltigem Gestein vor. Er gilt als Kennart der hochmontanen Feinschutt-Gesellschaften (Petasition paradoxae). Die Schuttböden des Kahlen Alpendost weisen bereits einen hohen Feinerdeeintrag auf. Seine Standorte stehen deshalb jenen der Hochstauden-Gesellschaften näher als jenen der Schutt-Gesellschaften. Dies kommt auch dadurch zum Ausdruck, daß er häufig zusammen mit Arten der Hochstaudenfluren vorkommt. Sein Rhizom und seine Bewurzelung unterscheiden sich kaum von jenen des Grauen Alpendost *Adenostyles alliaria* (Abb. 148). Nur der Wurzeltiefgang ist auf dem flachgründigeren Boden geringer, und die Feinverzweigung ist in dem steinigen Boden größer.

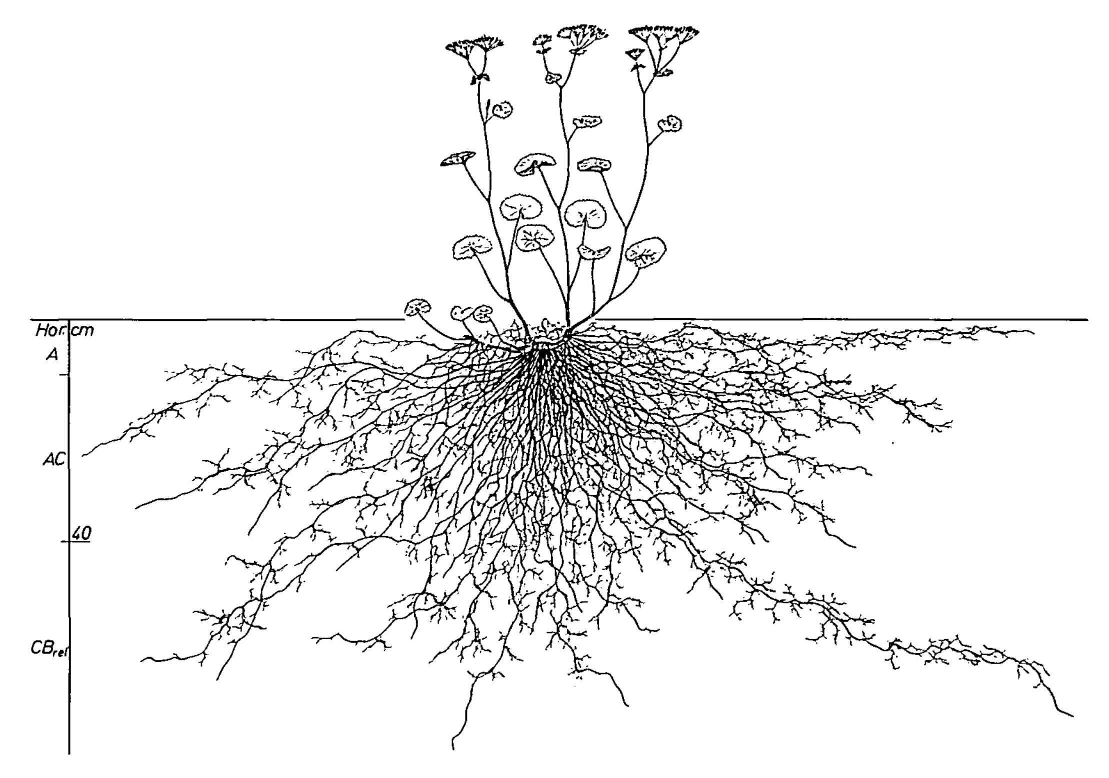


Abb. 138: Kahler Alpendost *Adenostyles glabra*, an nordseitiger Schutthalde auf Kalkschutt-Rendsina, Plöckenpaß, 1380 m NN, Hor.: A feinmoderreicher Feinschutt, AC Humuseintrag in Kalkschutt, CB_{rel} mit Braunlehm durchsetzter Schutt. Pflanzenbestand: 2 *Adenostyles glabra, Geranium macrorrhizum, Laserpitium latifolium, Aconitum lycoctonum*, 1 *Cirsium erisithales, Thalictrum aquilegifolium, Peucedanum austriacum* u.a.

Der **Große Storchschnabel** *Geranium macrorrhizum* (Abb. 139) wächst am Plöckenpaß massenhaft zusammen mit dem Kahlen Alpendost auf Kalkschutt mit Humuseintrag bis in tiefere Schichten. Er bildet ein stark verzweigtes, weit kriechendes, schwarzes Rhizom. Die Rhizomglieder sind dicht mit höckerförmigen Knospen besetzt. Die Verzweigungen des Rhizoms wachsen aufwärts und bilden rosettig angeordnete Blätter. Vor allem an den Abzweigungsstellen der Rhizomglieder entstehen dicke Sproßwurzeln. Sie wachsen seitwärts und abwärts bis in mittelgroße Tiefen. Ihre Feinverzweigung ist groß. Die Faserwurzeln treten in „Humusnestern" gehäuft auf. Polwurzel wurde keine gefunden. Die alten Wurzeln sind vorwiegend rotbraun.

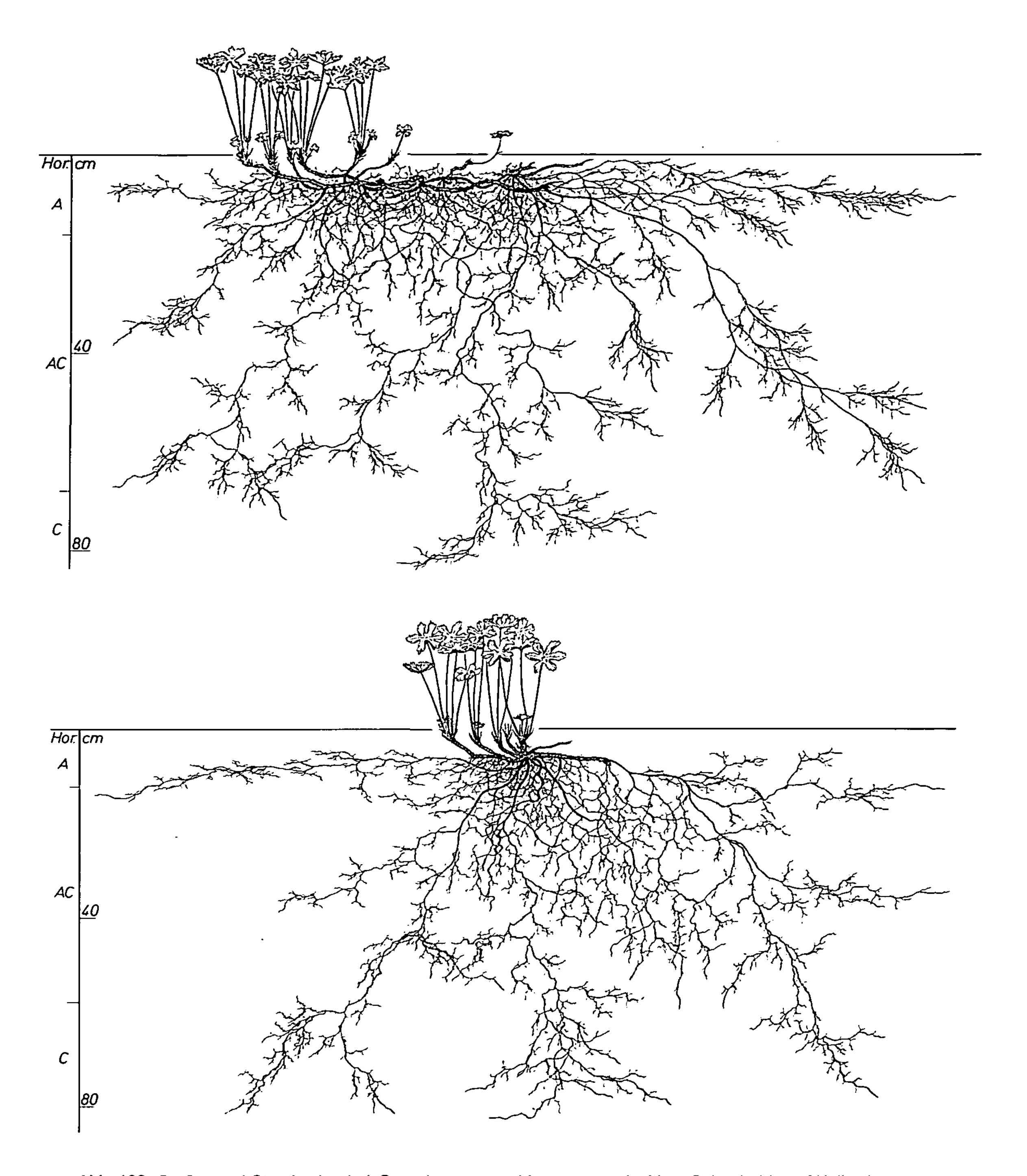


Abb. 139: Großwurzel-Storchschnabel *Geranium macrorrhizum,* an nordseitiger Schutthalde auf Kalkschutt-Rendsina, Plöckenpaß, 1380 m NN, Hor.: A feinmoderreicher Feinschutt, AC mit Humus durchsetzter Schutt, C Schutt und Grus. Pflanzenbestand wie bei Kahlem Alpendost.

Die **Wulfenie** (Kuhtritt) *Wulfenia carinthiaca* kommt in den Alpen nur im Ostteil der Karnischen Alpen vorwiegend um den Gartnerkofel in der hochmontanen und subalpinen Stufe vor. Ihre Standortansprüche sind gekennzeichnet durch hohe Niederschläge, lang andauernde Schneebedeckung, nicht zu starke Sonneneinstrahlung, ständig ausreichende Luft- und Bodenfeuchte (kein Stau- und Sickerwasser) und ausreichende Nährstoffzufuhr. Diese Ansprüche findet sie in dem niederschlagsreichen Gebiet in schneereichen, weniger besonnten Mulden oder Grabeneinhängen auf stets steinigen Böden mit meist tiefreichendem Feinerdeeintrag erfüllt. Am häufigsten kommt sie in der Überschneidung des Gartnerkofels mit dem Auernig in einer weiten, nach Westen auslaufenden Mulde über saurem Blockschutt aus Auernigschichten und Gartnerkofel-Kalk auf Braunlehm vor, der mit Schuttmaterial vermengt ist. Die Bestände der Wulfenie sind reich mit Arten der Hochstauden-Gesellschaften durchsetzt. Ihre soziologische Eingliederung erfolgt daher am besten in den Adenostylion. Die Art bildet ein mehrere mm dickes Rhizom, das bis über 20 cm lang werden kann. Vom Rhizom gehen dicke, aufwärts wachsende und dünne, ausläuferartig verlängerte, verzweigte, kriechende Sproßtriebe aus. Endwärts richten sich alle Sproßtriebe auf und bilden an der Oberfläche Blattrosetten. Am dicken Rhizom entstehen dünne, kurze und dickere, lange und tiefstrebende Sproßwurzeln. Am Grunde der Blattrosetten entspringen Büschel von Wurzeln. Sie breiten sich in den oberen humosen Bodenschichten aus. Endwärts verzweigen sie sich in viele, nestartig gehäuft auftretende Faserwurzeln. In wärmeren, sonnigeren Lagen dringen die Wurzeln tief in den Boden ein (Abb. 140, 141). In schattigen, feuchten Mulden ist der seitliche Verlauf der Wurzeln viel größer als ihr Tiefenstreben (Abb. 142). Beachtenswert ist die ungewöhnlich große Bewurzelung dieser niedrigen Rosettenstaude. Da sie für die Wasserversorgung in dem ständig ausreichend feuchten Boden kaum notwendig ist, dürfte ihr zusammen mit den unterirdischen Sproßorganen eine wichtige Rolle in der Stoffspeicherung zukommen. Wohl deshalb bevorzugt sie belichtete Standorte, auf denen sie in ihrer Stoffbildung nicht eingeschränkt ist.

Die **Krainer Kratzdistel** *Cirsium carniolicum* (Abb. 143) kommt vorwiegend in der hochmontanen und in der subalpinen Stufe meist auf tiefgründigen, feinerdereichen Böden vor. Das kräftige Rhizom verzweigt sich mehrmals. Die Triebenden wachsen zu Laub- und Blütentrieben aus. Die stark verdickten, fleischigen, hellgelben Wurzeln treten an der Unterseite der Rhizome aus. Auf dem tiefgründigen, feinerdereichen Boden in geschützter, südseitiger Lage wachsen sie vorwiegend abwärts. Ihre Feinverzweigung ist gering.

Die **Alpen-Kratzdistel** *Cirsium spinosissimum* (Abb. 144) kommt in der alpinen Stufe in Schuttfluren, in Schneebodengesellschaften, vor allem aber in Hochstauden- und in Lägerfluren vor. Sie gilt als Kennart des Peucedano - Cirsietum spinosissimi (Rumicion alp.). An der gestauchten Grundachse entstehen Scheinrosetten mit Blütensprossen. Die Polwurzel ist häufig gespalten. Der Sproß wird dadurch mehrköpfig. Im oberen Teil ist die Polwurzel stark verdickt und mit einer dicken, rissigen Rinde umgeben. Sie verzweigt sich meist bald. Die langen, dicken Wurzelstränge verlaufen vorwiegend seitwärts in den humosen Bodenschichten.

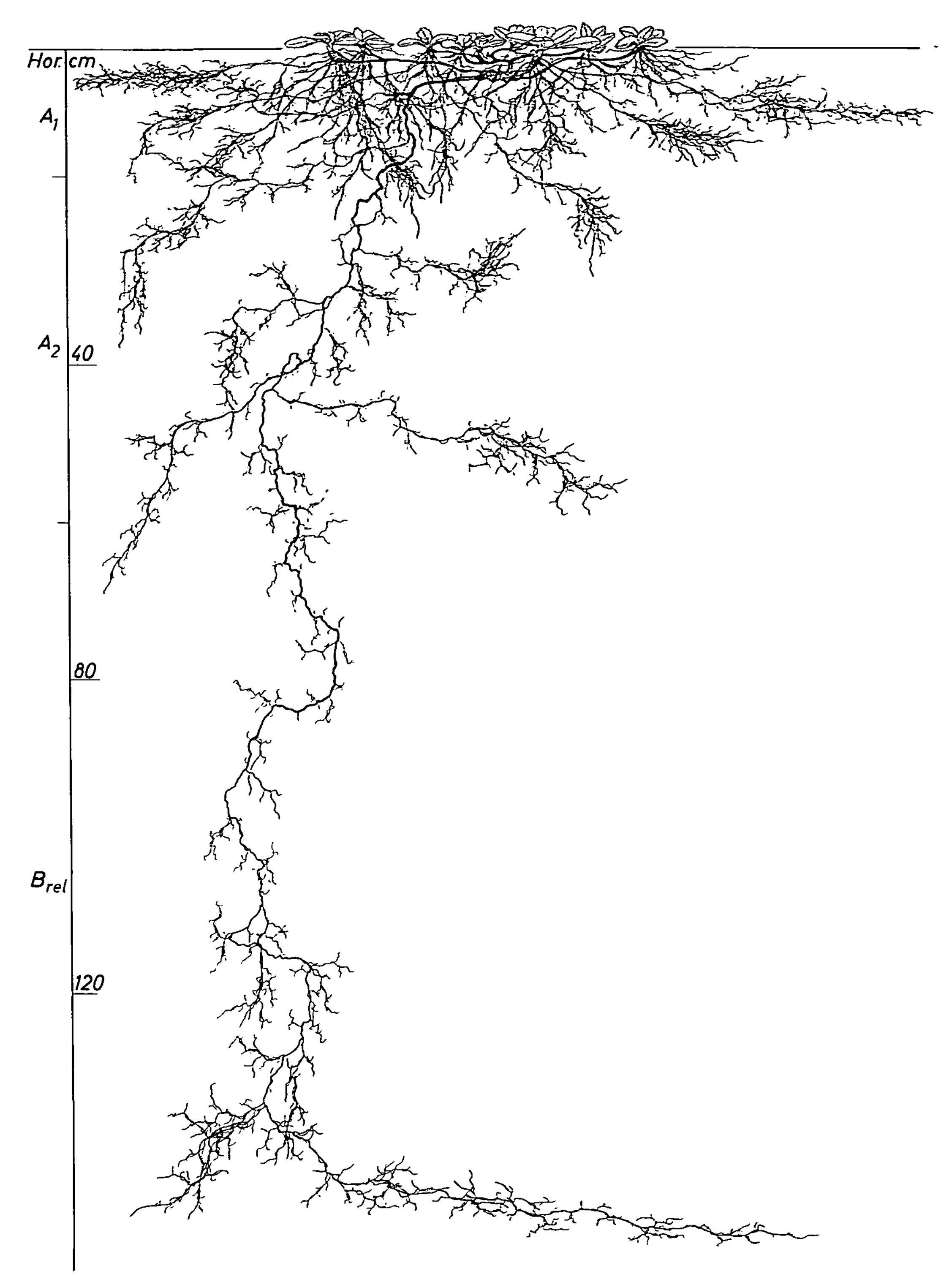


Abb. 140: Wulfenie *Wulfenia carinthiaca,* in einer weiten kesselförmigen, nach Westen auslaufenden Mulde auf Braunlehm, vermengt mit Blockschutt aus Auernig-Schichten und Gartnerkofel-Kalk, Gartnerkofel, Kärnten, 1650 m NN. Jänner-, Juli- und Jahresmittel °C 1901-60 -5,0/12,8/3,6, Jahresniederschlag 1966-80 2518 mm (TSCHERNUTTER, 1981, 1983), Hor.: A_1 humoser Braunlehm, krümelig, dunkelbraun, steinig, A_2 humoser Braunlehm, durchsetzt mit Blockschutt, B_{rel} Braunlehm mit Blockschutt. Pflanzenbestand: 2 *Wulfenia carinthiaca, Rhododendron hirsutum, Adenostyles glabra, Cicerbita alpina,* 1 *Deschampsia cespitosa, Nardus stricta, Festuca rubra, Peucedanum ostrutium,* + *Alnus viridis, Viola biflora, Aposeris foetida, Carex ferruginea, Geranium sylvaticum, Trollius europaeus* u.a.

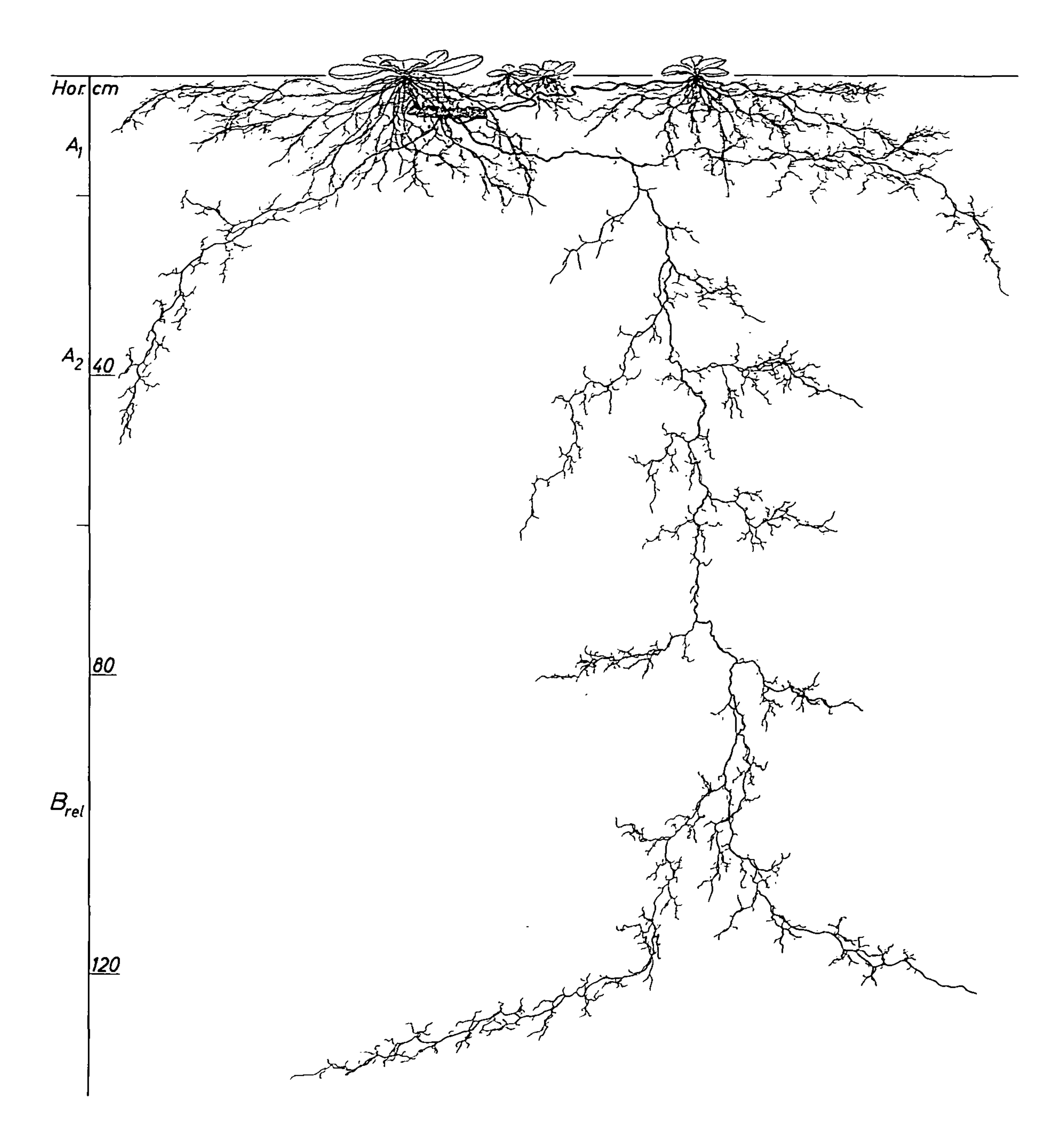


Abb. 141: Wulfenie *Wulfenia carinthiaca*, gleicher Wuchsort wie bei Abb. 140.

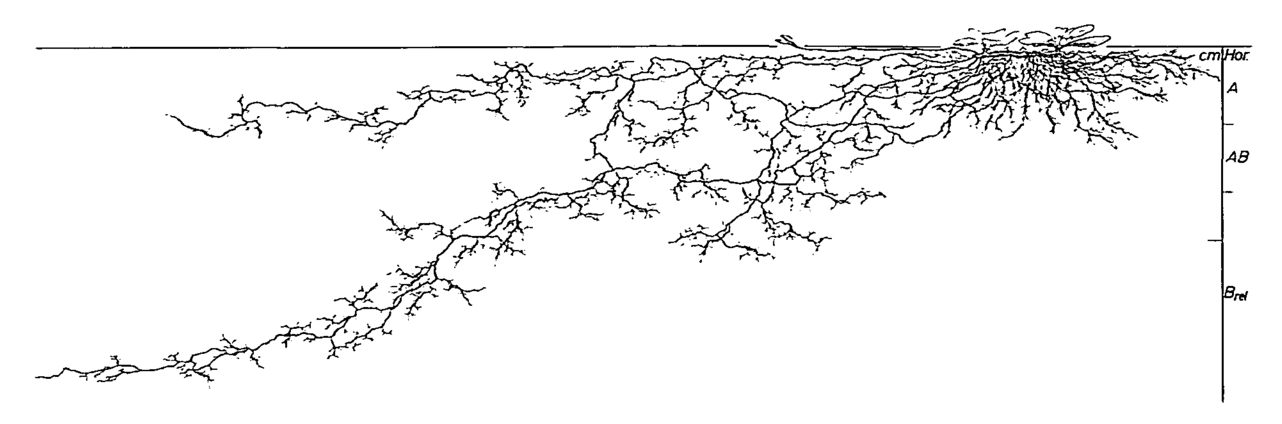


Abb. 142: Wulfenie *Wulfenia carinthiaca,* in einer NNW verlaufenden Mulde am Fuß des Gartnerkofels auf Braunlehm in Kalkschutt. Hor.: A 0-15 cm humoser Braunlehm, krümelig, steinig, AB - 30 cm schwach humoser Braunlehm, mäßig dicht, steinig, übergehend in B_{rel} Braunlehm, durchsetzt mit Kalkschutt. Größte Wurzeltiefe 70 cm.

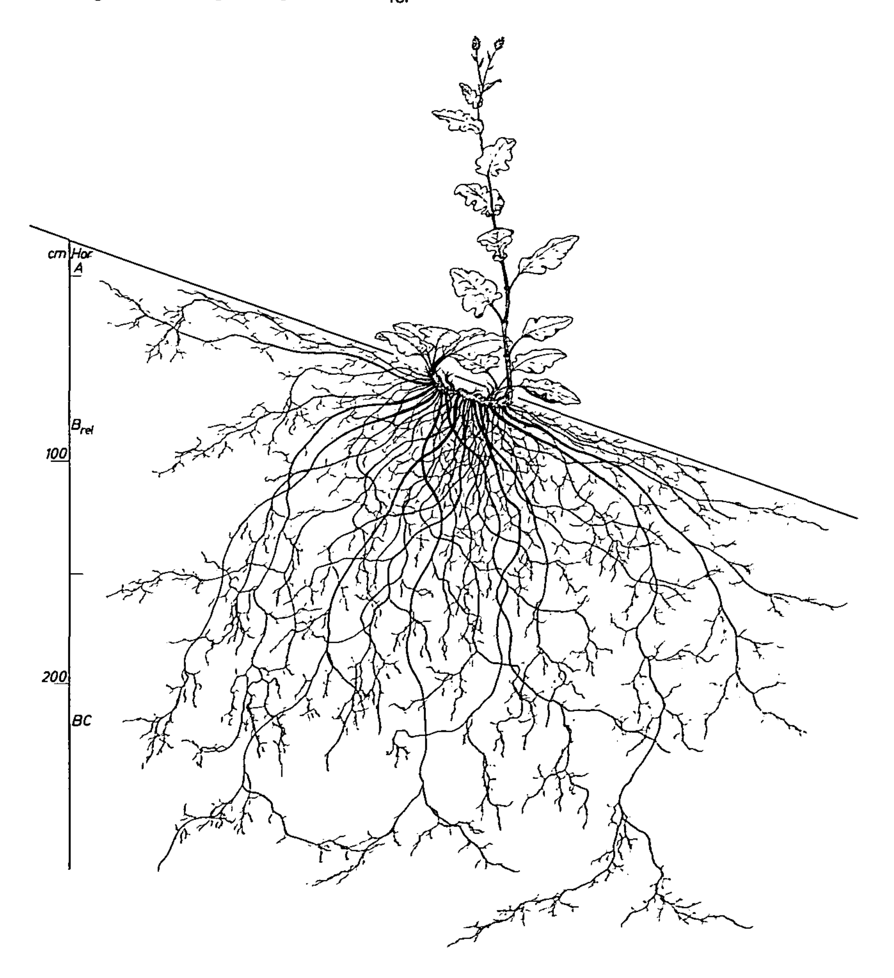


Abb. 143: Krainer Kratzdistel *Cirsium carniolicum,* in einer Lichtung eines südseitigen Berg-Laubmischwaldes auf Kalkschutt mit Braunlehmeintrag, Karawanken, 1520 m NN. Hor.: A moderreicher toniger Lehm, B_{rel} Braunlehm, durchsetzt mit Schutt, BC Kalkschutt, dazwischen Braunlehm, ab 200 cm Tiefe feucht.

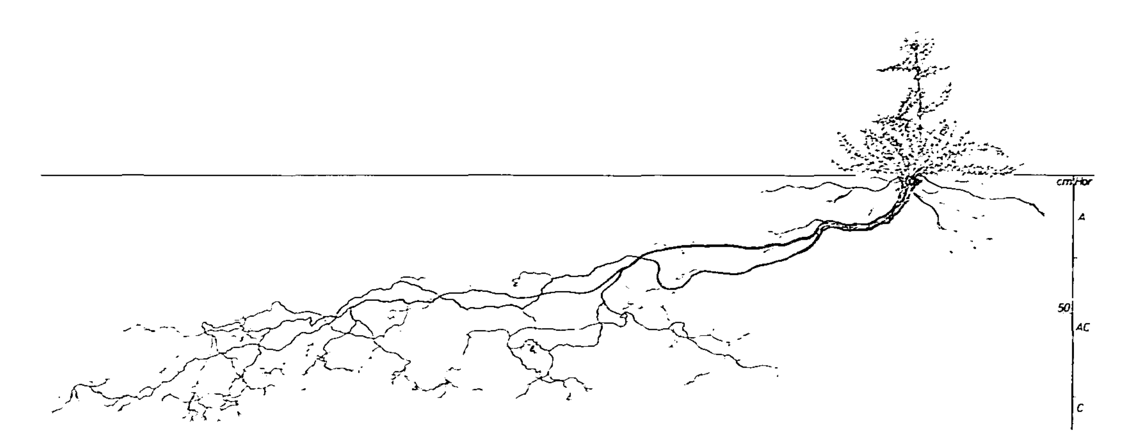


Abb. 144: Alpen-Kratzdistel *Cirsium spinosissimum,* in südseitiger Hochstaudenflur auf Moder-Rendsina über Kalkschutt, Julische Alpen, 1920 m NN, Hor.: A 0-30 cm Feinmoder mit Kalkschutt, AC 30-80 cm Feinmoder zwischen Kalkschutt, C Kalkschutt mit etwas Braunlehm, feucht. Pflanzenbestand: 3 *Adenostyles glabra,* 2 *Cirsium spinosissimum, Veratrum album,* 1 *Viola biflora* u.a.

Die **Klebrige Kratzdistel** *Cirsium erisithales* (Abb. 145) wächst in der montanen Stufe in Waldlichtungen, an offenen Stellen, in schattigen, lückigen Wiesen stets auf frischen, steinigen Böden. In der subalpinen Stufe kommt sie in stark aufgelichteten Schutzwäldern, im Krummholz, in lückigen Kalkmagerrasen und in Hochstaudenfluren vor, wenn die Böden einen ausreichenden Feinerdeeintrag aufweisen. Sie bildet ein wurzelstockartig gedrungenes, verzweigtes Rhizom. Die Verzweigungen wachsen zu Laub- und Blütentrieben aus. Die Sproßwurzeln sind über einen langen Abschnitt dick-fleischig und wenig verzweigt. Anschließend bilden sie lange Seitenwurzeln, die sich weiter in lange Seitenwurzeln 2. und 3. Ordnung verzweigen. Der kleinere Teil der Wurzeln breitet sich knapp unter der Bodenoberfläche weit seitwärts aus. Der größere Teil sorgt für eine intensive Durchwurzelung der mitteltiefen Bodenschichten. Auch in diesen Schichten herrscht die seitliche Ausbreitung der Wurzeln infolge höherer Durchfeuchtung vor. Polwurzel wurde keine gefunden.

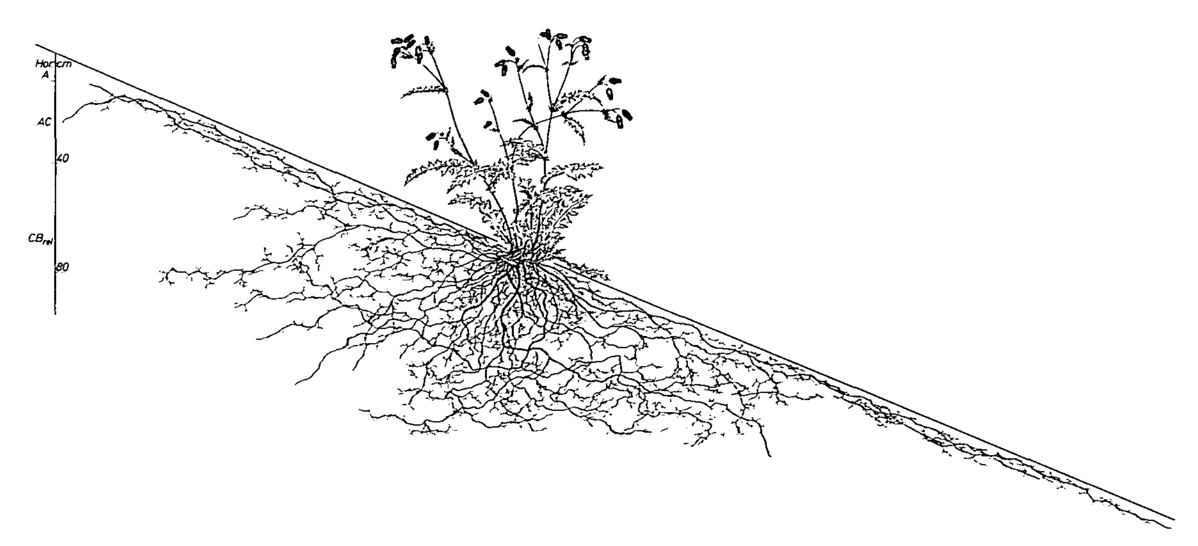


Abb. 145: Klebrige Kratzdistel *Cirsium erisithales,* an nordseitiger Schutthalde auf Kalkschutt-Rendsina, Plöckenpaß, 1380 m NN, Hor.: A feinmoderreicher Feinschutt, AC Humuseintrag in Kalkschutt, CB_{rel} Braunlehm in Kalkschutt. Pflanzenbestand wie bei Kahlem Alpendost.

Der **Alpen-Milchlattich** *Cicerbita alpina* (Abb. 146) ist vorwiegend in der oberen montanen und in der subalpinen Stufe zu finden. Er wächst in Lichtungen hochstaudenreicher Bergmischwälder und vor allem in Hochstaudenfluren hauptsächlich an Unterhängen, in Mulden und in Grabeneinhängen auf frischen bis leicht sickerfeuchten, tiefgründigen, mehr oder weniger schotterreichen Böden. Er gilt als Kennart des Cicerbitetum alpinae (Adenostylion). Der Alpen-Milchlattich bildet ein kräftiges, rel. langes, reich gegliedertes Rhizom. An seiner Oberseite sind über die ganze Länge die Ansätze und Narben der abgestorbenen Blütentriebe zu sehen. An der Seite gibt es viele höckerförmige Ansätze von Seitensprossen. Dazwischen treten zahlreiche Sproßwurzeln aus. Sie sind im oberen Abschnitt ca. 2 mm dick und fleischig. Im schotterreichen Boden ist ihr Tiefenstreben gering. Die Bewurzelung der Pflanze ist sehr stark. Die Feinverzweigung der hellgelben bis weißgelben Wurzeln ist hoch.

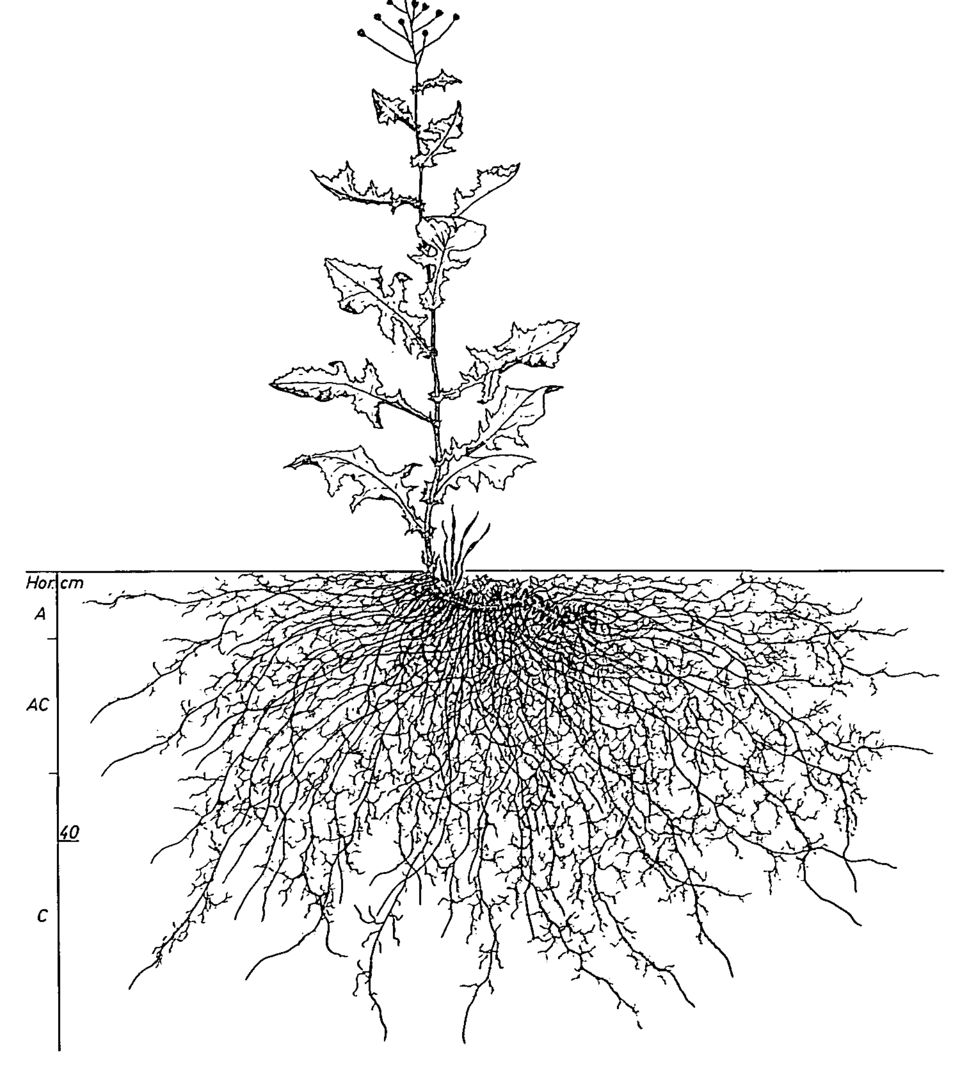


Abb. 146: Alpen-Milchlattich *Cicerbita alpina*, am Hangfuß einer Buchen-Tannenwald-Lichtung auf Rendsina über Kalkschutt, Karawanken, 1480 m NN. Hor.: A Modermull, AC Modermull und Braunlehm in Kalkgeröll, C Kalkgeröll mit etwas Braunlehm, ab 70 cm Tiefe etwas feucht.

Das Vorkommen der **Meisterwurz** *Peucedanum ostrutium* (Abb. 147) reicht von der montanen bis in die alpine Stufe. Am häufigsten ist sie in der alpinen Stufe zu finden. Dort wächst sie vorzugsweise in Verebnungen, in Mulden oder Grabeneinhängen in Grünerlen-Gebüschen, in Läger- und in Hochstaudenfluren stets auf frischen Böden, die zumindest in den obersten Schichten und zwischen den Steinen ausreichend Feinerde enthalten. Sie gilt als Kennart des Adenostylion. Die Meisterwurz bildet ein sehr vielgliedriges, unterirdisches Grundachsensystem. Die alten Grundachsenabschnitte und die Endabschnitte der ausläuferartig verlängerten Grundachsen, von denen die Laub- und Blütentriebe ausgehen, sind keulig verdickt. Von den keuligen Verdickungen zweigen wieder Ausläufer ab, die sich endwärts ebenfalls verdicken. Dieses weit verzweigte Gewirr von Grundachsen erklärt das herdenweise Auftreten der Meisterwurz. Die dicken, fleischigen Wurzeln, die von den Ausläufern und besonders von deren Verdickungen ausgehen, breiten sich weit in den obersten humosen Bodenschichten aus. Die dünneren Wurzeln sorgen für eine intensivere Durchwurzelung bis in mitteltiefe Bodenschichten. Wenige dringen tiefer als 60 cm in den Boden ein.

Der **Graue Alpendost** *Adenostyles alliaria* (Abb.148) wächst in hochmontanen, krautreichen Bergwäldern, in Grünerlen-Beständen, und im oberen Bereich der subalpinen Stufe in offenen Hochstaudenfluren. Er gilt als Kennart der Adenostyletalia. Im Gegensatz zum Kahlen Alpendost *Adenostyles glabra* bevorzugt er feinerdereichere, feuchtere und tiefgründigere Böden. Er bildet ein relativ dickes, kurzgliedriges, verzweigtes Rhizom. Die Seitenachsen wachsen zu Laub- und Blütentrieben aus. Die höckerförmigen Ansätze und Narben der abgestorbenen oberirdischen Triebe sind deutlich erkennbar. Die bis 2 mm dicken, zahlreichen, fleischigen, gelblichweißen Wurzeln wachsen in dem feinerdereichen Boden vorwiegend nach unten. Ihre Feinverzweigung ist gering.

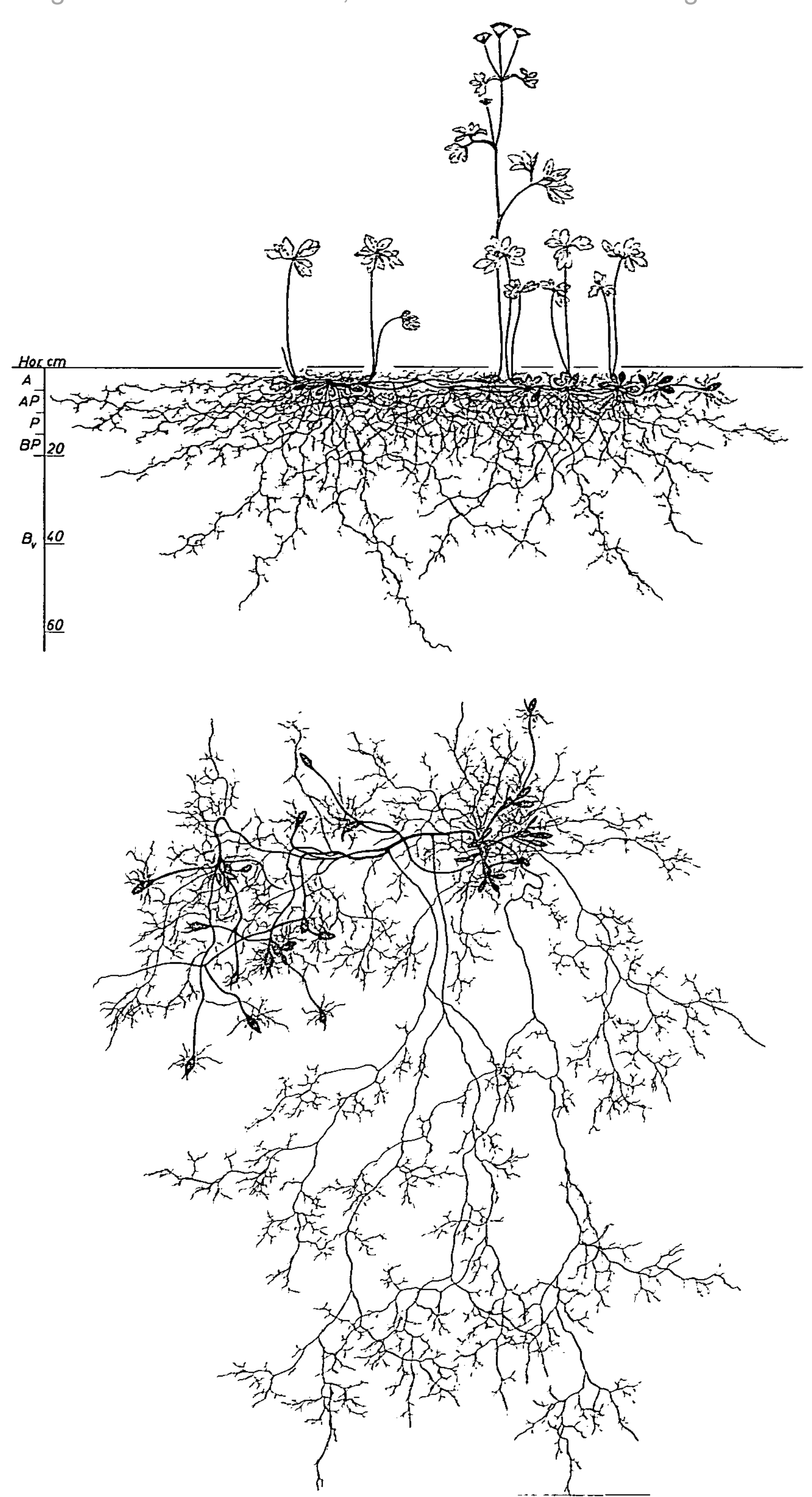


Abb. 147: Meisterwurz *Peucedanum ostrutium*, an einem Grabeneinhang in einer Hochstaudenflur auf alpinem Rasenpseudogley über Kalkglimmerschiefer, Glocknergebiet, 1980 m NN. Hor.: A humoser schluffiger Lehm, krümelig, AP humoser, schluffiger Lehm, rost- und gleyfleckig, BP schluffiger Lehm, grau bis graubraun, B_v schluffiger Lehm, durchsetzt mit Schutt. Pflanzenbestand: 3 *Peucedanum ostrutium, Adenostyles alliaria,* 2 *Veratrum album,* 1 *Geranium sylvaticum, Trollius europaeus,* + *Carex ferruginea, Poa alpina* u.a.

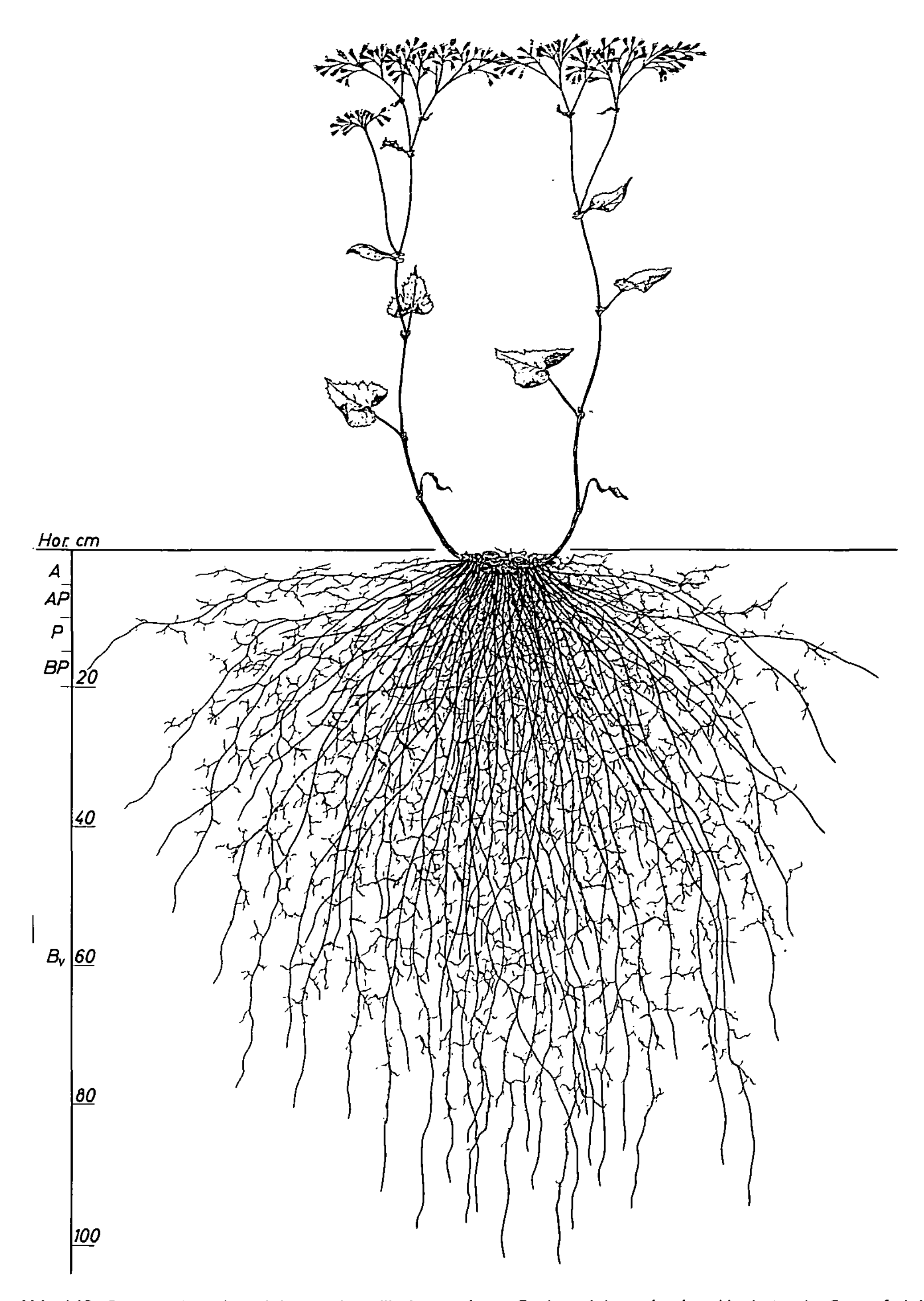


Abb. 148: Grauer Alpendost *Adenostyles alliaria,* an einem Grabeneinhang in einer Hochstaudenflur auf alpinem Rasen-Pseudogley über Kalkglimmerschiefer, Glocknergebiet, 1980 m NN. Hor.: A humoser schluffiger Lehm, krümelig, P schluffiger Lehm, gebleicht, BP schluffiger Lehm graubraun, B_v schluffiger Lehm braun, durchsetzt mit Schutt. Pflanzenbestand wie bei *Peucedanum ostrutium.*

5.1.2.3.3. Bewurzelung von Pflanzen der Felsfluren

In den Felsfluren wurzeln die Pflanzen zum Unterschied von den Schuttfluren hauptsächlich in weniger gut wurzelgängigen Gesteinsfugen oder in weniger tiefreichenden Zwischenräumen von Steinblöcken. Die Fugen und Zwischenräume sind meist mit einem Gemisch aus Moderhumus, Gesteinszersatz und eingeschwemmtem Bodenmaterial angefüllt. Der Tiefgang der Wurzeln hängt von der Beschaffenheit der Gesteinsfugen ab. Pflanzen in Felsnischen oder in seichten Spalten wurzeln flach. Ihre Bewurzelung besteht in der Regel aus einer großen Anzahl reich feinverzweigter Sproßwurzeln wie beispielsweise bei *Androsace wulfeniana*. OETTLI (1904) bezeichnet diese Pflanzen als Felspflanzen. Dazu gehören wohl auch jene Pflanzen, die in größeren Fugen zwischen Felsblöcken wachsen. Ihr Wurzelraum ist zwar größer, doch ist er gegenüber jenem von Schuttfluren wesentlich stärker eingeschränkt. Die Standorte der Felsfluren sind daher trockener als jene der Schuttfluren. Infolge ihres bescheidenen Wasser- und Nährstoffangebotes werden sie nur von Pflanzen mit geringer Stoffbildung und besonderer Wuchsform besiedelt. Als günstigste Wuchsform für solche Standorte hat sich der Polsterwuchs erwiesen.



Abb. 149: Felsflur mit Polsterpflanzen entlang dem Grat der Villacher Alpe, 2160 m NN. Unter dem Grat teilweise mit Pionierrasen bedeckte Schuttflur. Foto: Lichtenegger

Polsterpflanzen sind nach RAUH (1940) ausdauernde, immergrüne Gewächse mit zurücktretender Hauptachse und zahlreichen, radialstrahlig, etagenförmig angeordneten Sprossen, die infolge gleichen Längenzuwachses die Gestalt einer Halbkugel oder einer flachen Decke annehmen. Auf Grund dieser gesetzmäßigen Verzweigung, die durch Umwelteinflüsse nicht verändert werden kann, unterscheiden bereits SCHRÖTER & HAURI (1916) als Hauptformen der Polsterpflanzen Flach- und Kugelpolster. Bei den Flachpolstern herrscht, vereinfacht ausgedrückt, das Randwachstum gegenüber dem Oberflächenwachstum vor. Bei den Kugelpolstern ist das Gegenteil der Fall. Die Blattdichte, die durch die starke radiale Verzweigung zustande kommt, führt dazu, daß nur die obersten Blätter grün sind. Die tiefer stehenden Blätter sterben infolge Lichtmangels ab. Wenn die abgestorbenen Blätter abfallen, entstehen die sogenannten Hohlpolster, die weniger dicht sind. Bleiben die abgestorbenen Blätter wenigstens eine Zeit

lang mit den Achsen verbunden, bilden sich die viel dichteren Vollpolster. Aber auch ihre vertrockneten Blätter verrotten allmählich zu der sogenannten Polsterfüllmasse. Sie dient als Wasser- und Nährstoffspeicher. Als solcher ist sie durchdrungen von vielen dünnen Sproßwurzeln, die an den Sproßachsen innerhalb der Polster entstehen. Die Hauptbewurzelung bei allen echten Polsterpflanzen erfolgt aber durch die stets erhalten bleibende Polwurzel. Nur bei den Rosetten-Polsterpflanzen stirbt die Polwurzel bald mit der Mutterpflanze ab. Die Seitentriebe, die von der Mutterpflanze ausgehen, werden selbständig. Sie bewurzeln sich sproßbürtig und bilden eigene Rosetten. Diese Rosettenpflanzen, die durch vegetative Vermehrung entstanden sind, schließen sich zu einem mehr oder weniger dichten Polster zusammen. Rosettenpolster bilden beispielsweise Arten der Gattungen *Sempervivum* und *Saxifraga*.

Scheinpolster-Pflanzen wachsen nicht wie die echten Polsterpflanzen nach einem genetisch festgelegten Bauplan. Ihr polsterförmiger Wuchs ist vielmehr das Ergebnis ungünstiger Umwelteinflüsse. So können die Kriechsprosse von *Cerastium latifolium* oder von *C. uniflorum* in geschützten Lagen wesentlich länger sein als in windgefegten Lagen. Die Verkürzung der Sprosse führt zu polsterförmigem Wuchs. Dasselbe kann bei *Linaria alpina* eintreten. Scheinpolsterbildungen infolge starker Windeinwirkung beobachtete RAUH (1938) auch in Korsika und BIRGER (1907) auf den Falklandinseln. Eine grundlegende Beschreibung des Polsterwuchses ist bei RAUH (1940) zu finden.
Der Wasserhaushalt der Standorte der Polsterpflanzen ist in keinem Fall ausgeglichen. In den tieferen Lagen herrscht vor allem in südseitiger Lage zeitweise Wassermangel. In den Hochlagen kann der meist ausreichende Wasservorrat infolge tiefer Temperaturen und ständig starken Temperaturwechsels nicht voll genutzt werden. Polsterpflanzen sind daher xeromorph gebaut. Hinweise dafür sind die stärkere Ausbildung des Wurzelsystems im Vergleich zum Sproßsystem, die behaarten, lederigen oder sukkulenten Blätter und die durchwegs niedrigen, dem Boden anliegenden kompakten Sprosse.



Abb. 150: Scheinpolster von Alpen-Leinkraut *Linaria alpina* ssp. *alpina*, Glocknergebiet, 2500 m NN. Foto: Lichtenegger

Die **Silberwurz** *Dryas octopetala* (Abb. 151) ist in der montanen Stufe gelegentlich als herabgeschwemmter Flußbegleiter im Schotter oder Kies zu finden. In der alpinen Stufe wächst sie als Pionierpflanze auf zerklüftetem Fels oder im Schutt aus Kalk oder zumindest aus basenreichen Gesteinen. In Blaugras- und in Polsterseggenrasen füllt sie die Lücken auf anstehendem Gestein. Nach OBERDORFER (1994) ist sie überregional eine Kennart der Carici – Kobresietea. Von der gestauchten Grundachse gehen niederliegende Sprosse aus, die infolge verstärkten Randwachstums ein rasig ausgebreitetes Flachpolster bilden. Die Sprosse, die an den Boden angepreßt sind, entwickeln zahlreiche dünne Sproßwurzeln. Einige können auch erstarken und lange Stränge bilden. Die meist kräftige Polwurzel verzweigt sich frühzeitig in gleich dicke Wurzelstränge. Die Wurzeln suchen sich den Weg durch die zerklüfteten Felsen. Auf tiefgründig verwitterten Schuttböden breiten sie sich meist weit seitwärts in den oberen Bodenschichten aus. Im hängigen Gelände erfolgt die Ausbreitung oft zum Großteil hangaufwärtts.

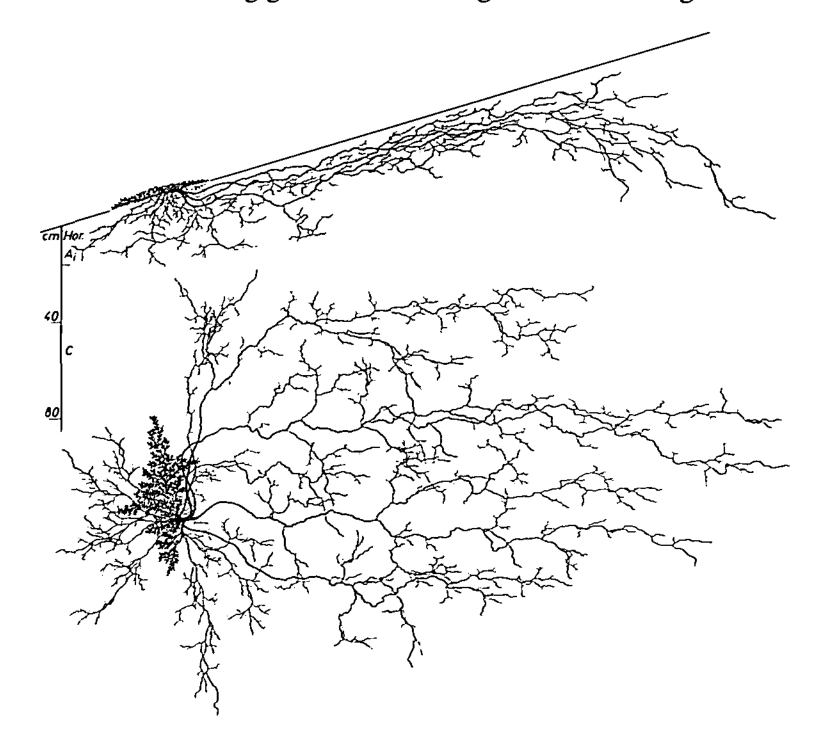


Abb. 151: Silberwurz *Dryas octopetala*, in einem lückigen Blaugrasrasen mit *Kobresia myosuroides* auf tiefgründig verwittertem Konglomerat, Dolomiten, 2200 m NN, Hor.: A_i unregelmäßig humoser lehmiger Kies und Schotter, C verwittertes Konglomerat, durchmischt mit lehmigem Feinsediment.

Das **Dolomiten-Fingerkraut** *Potentilla nitida* (Abb. 152, 153) kommt hauptsächlich in den Südalpen in der alpinen Stufe in Kalkfelsfluren und teilweise auch in ruhendem Schutt vor. Der Primärsproß verzweigt sich in aufstrebende Achsentriebe, die sich noch unter Flur mehrfach verzweigen. An der Bodenoberfläche bilden sie unter reicher radialer Verzweigung ein Flachpolster. Nach Überschüttung in Schuttfluren verlängern sich die Achsentriebe, um wieder an die Oberfläche zu gelangen. An einzelnen kräftigen Achsentrieben entstehen polwurzelartig erstarkte Sproßwurzeln und weitere aufstrebende Sproßtriebe. Diese bilden ein eigenes Polster. Die Sekundärpolster fließen mit jenem der Mutterpflanze zu einem großen Flachpolster zusammen, das ganze Felsblöcke überziehen kann (Abb. 152). Die sekundären Teilpolster werden



Abb. 152: Das Dolomiten-Fingerkraut *Potentilla nitida* überzieht einen Kalkfelsen, Lienzer Dolomiten. Foto: Lichtenegger

hauptsächlich von den polwurzelartig erstarkten Sproßwurzeln versorgt. Die Polwurzel bleibt aber der kräftigste und der am stärksten verzweigte Wurzelstrang. Die Wurzeln breiten sich weit in dem von Humus durchsetzten Schotter aus. Auf Felsen dringen sie in Spalten, die mit Humus aufgefüllt sind, ein oder sie erreichen den Boden, in den die Steine eingebettet sind. In diesen Fällen kann die Art auch in steinigen Blaugras- oder in Polsterseggenrasen eingestreut vorkommen.

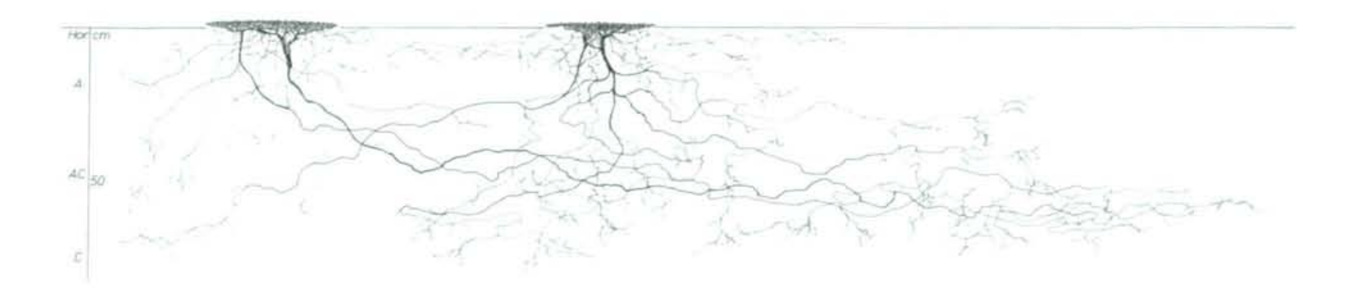


Abb. 153: Dolomiten-Fingerkraut *Potentilla nitida*, an südseitiger ruhender, bewachsener Kalkschutthalde auf Schuttrendsina, Julische Alpen, 1950 m NN, Hor.: A Feinmoder mit Feinschutt, AC Humus in Kalkschutt, C Kalkschutt. Pflanzenbestand: 2 *Potentilla nitida, Saxifraga crustata*, 1 *Alyssum ovirense, Sesleria albicans*, + *Linum alpinum* u.a.

Das **Immergrüne Felsenblümchen** *Draba aizoides* (Abb. 154, 155) wächst vorwiegend in der alpinen Stufe in Felsspalten, auch in ruhendem Schutt, in Lücken von Blaugras- oder Polsterseggenrasen stets auf Kalk oder kalkhaltigem Gestein. Es gilt als Kennart des Potentillion caulescentis. Der Sproß bildet einen Hohlkugelpolster von geringer Dichte. Die basalen Seitensprosse können eine Sproßwurzel entwickeln, die polwurzelähnlich erstarkt. Der so bewurzelte basale Seitensproß bildet ebenfalls ein Flachpolster, das mit jenem der Mutterpflanze zu einem einheitlich aussehenden Polster zusammenfließt. Das ganze Polster bleibt mit der Polwurzel verbunden. Diese unterscheidet sich von der erstarkten Sproßwurzel meist deutlich durch ihre Dicke. Die Wurzeln breiten sich vorwiegend flach in den oberen Bodenschichten aus. Ihre Feinverzweigung ist groß. Die Faserwurzeln treten in „Humusnestern" gehäuft auf.



Abb. 154: Immergrünes Felsenblümchen *Draba aizoides*, auf Kalk-Blockschutt, Villacher Alpe. Foto: Lichtenegger

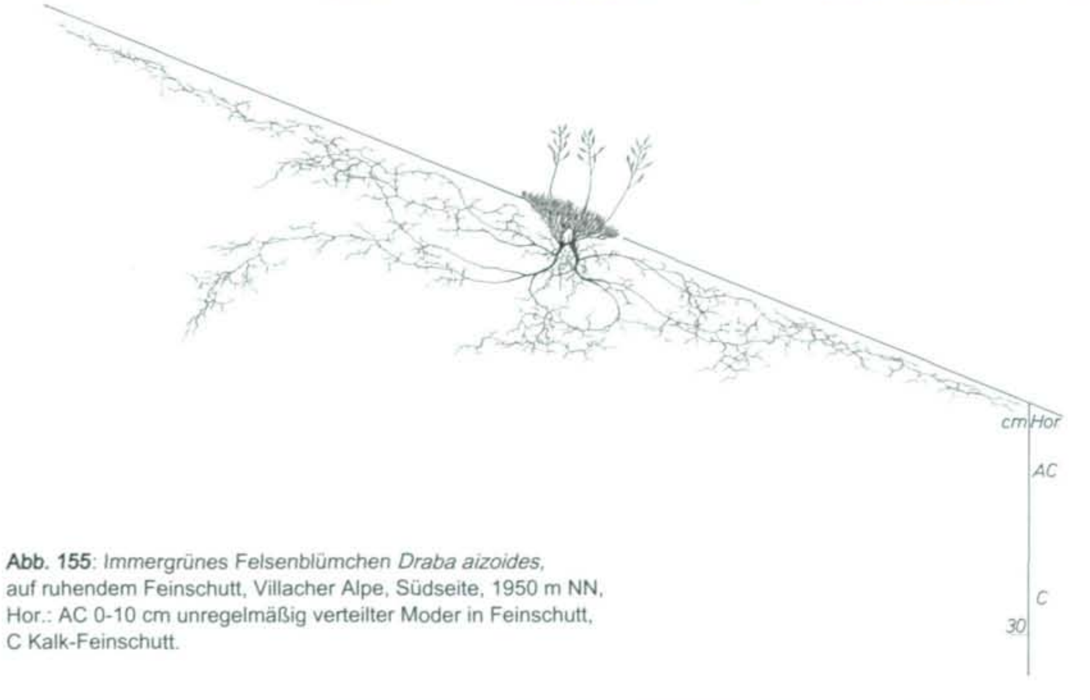


Abb. 155: Immergrünes Felsenblümchen *Draba aizoides*, auf ruhendem Feinschutt, Villacher Alpe, Südseite, 1950 m NN, Hor.: AC 0-10 cm unregelmäßig verteilter Moder in Feinschutt, C Kalk-Feinschutt.

Das **Steinschmückel** *Petrocallis pyrenaica* kommt in der subalpinen und alpinen Stufe hauptsächlich in Felsfluren, seltener in Schuttfluren und in lückigen Steinrasen stets auf Kalk vor (Abb. 156). Es gilt als Kennart des Potentillion caulescentis. In humosen, feinerdereichen Bodenschichten über Kalkgestein kann die Sproßbasis mehrere Zentimeter tief im Boden liegen. Die aufwärts wachsenden Sproßtriebe bilden an der Bodenoberfläche ein dichtes Flachpolster. Die im Boden verlaufenden Sproßtriebe sind bewurzelt. Die Wurzeln bleiben kurz und dünn. Die Polwurzel ist als dicker, vorwüchsiger Strang ausgebildet. Er verläuft nahezu waagrecht über dem Kalkgestein und verzweigt sich erst im dünneren Abschnitt in ebenfalls flachstreichende Seitenwurzeln (Abb. 157). Im Kalkschutt sind alle Sproßtriebe eng an den Boden angepreßt. Die sproßbürtige Bewurzelung ist sehr stark. Die Polwurzel verläuft oft hangaufwärts (Abb. 158).



Abb. 156: Steinschmückel *Petrocallis pyrenaica*, auf Kalkfels, Karawanken. Foto: Lichtenegger

Das **Zwerg-Seifenkraut** *Saponaria pumila* (Abb. 159, 160) kommt in den Zentralalpen in der subalpinen und vor allem in der alpinen Stufe in Silikatschuttfluren, in lückigen Krummseggenrasen und in offenen Stellen von Gemsenheidematten stets auf sauren, steinigen Böden vor. Von der gestauchten Grundachse gehen mehrere aufwärts wachsende Sproßtriebe aus, die sich im Boden mehrfach verzweigen. Über der Bodenoberfläche bilden sie infolge einer radialakrotonen Verzweigung und eines stark geförderten Randwachstums ein rasenförmig ausgebreitetes Flachpolster. Die Sproßachsen, die im Boden verlaufen, bewurzeln sich sproßbürtig. Einzelne Sproßwurzeln können polwurzelähnlich erstarken. Von diesen hebt sich die Polwurzel als dickerer und längerer Strang deutlich ab. Ihr dicker Abschnitt ist meist wenig verzweigt.

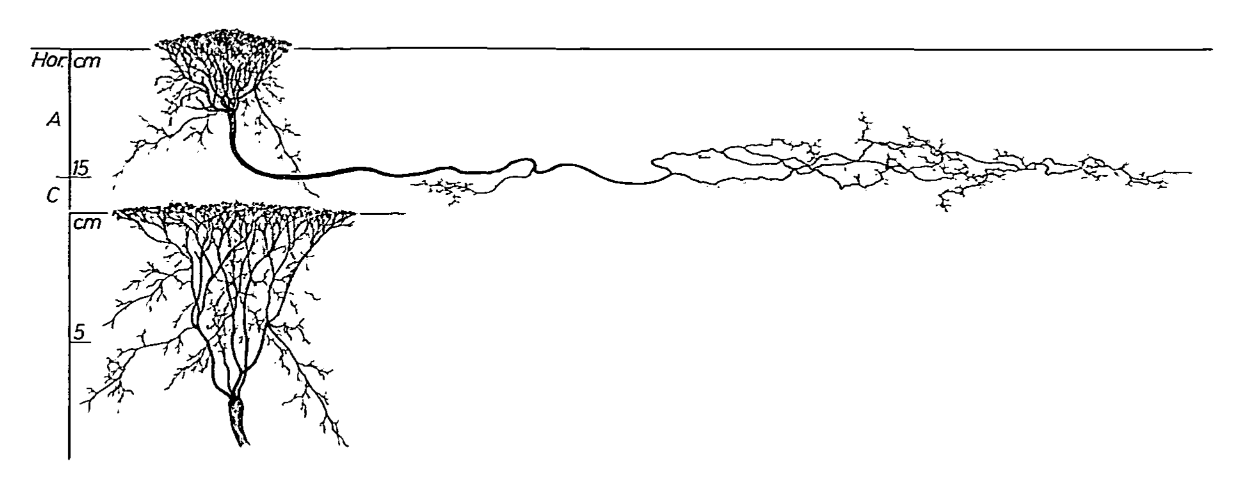


Abb. 157: Steinschmückel *Petrocallis pyrenaica,* in einer südseitigen Felsflur auf Rendsina über zerklüftetem Kalkgestein, Karawanken, Kärnten, 1990 m NN, Hor.: A stark humoser lehmiger Schluff, steinig, C zerklüftetes Kalkgestein.

Abb. 158: Steinschmückel *Petrocallis pyrenaica*, an einer südseitigen Schutthalde, Julische Alpen, 1980 m NN, Hor.: AC schwach und unregelmäßig humoser Kalkgrus und Schutt, C loser Kalkschutt und Grus.

Entlang ihrem dünneren Abschnitt verzweigt sie sich in mehrere lange, annähernd gleich starke Seitenwurzeln. Die Wurzelstränge sind durchwegs stark feinverzweigt. Sie breiten sich infolge der rasch nach der Tiefe abnehmenden Temperatur- und Feuchteschwankungen in den oberen Bodenschichten aus, obwohl die tieferen Schichten leicht zu durchdringen wären.



Abb. 159: Zwerg-Seifenkraut *Saponaria pumila*, auf Silikatschuttflur, erodierter Krummseggenrasen, Nockberge. Foto: Lichtenegger

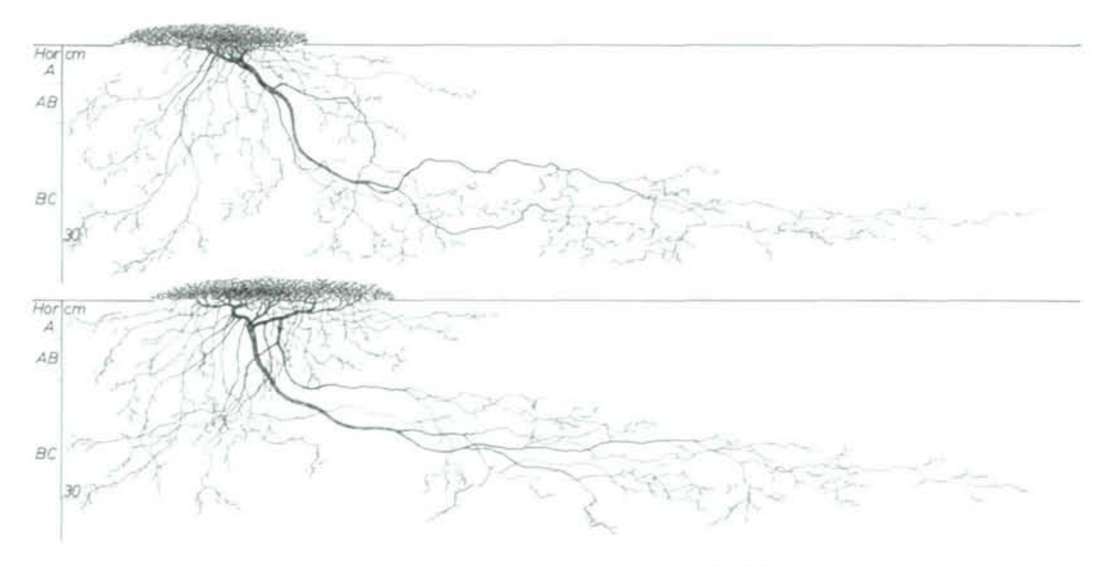


Abb. 160: Zwerg-Seifenkraut *Saponaria pumila*, in einem südseitigen, vom Wind stark ausgeblasenen Krummseggenrasen auf podsoliger Braunerde über Glimmerschiefer, Nockberge, Kärnten, 1980 m NN, Hor.: A stark feinmoderig humoser, sandiger Lehm, AB humoser, sandiger Lehm, steinig, BC sandiger Lehm im Silikatschutt.

Die **Kalk-Polsternelke** *Silene acaulis* (Ab. 161) wächst vorwiegend in der alpinen Stufe in Fels- und Schuttfluren sowie in lückigen Blaugras- und Polsterseggenrasen auf kalkreichen, steinigen Böden. Der Sproß verzweigt sich nach dem genetisch vorgegebenen Bauplan einer Polsterpflanze, den RAUH (1940) am Beispiel von *Silene acaulis* genau beschrieben hat. Er besteht im wesentlichen in der akrotonen (aus den obersten Knospen der Jahrestriebe hervorgehenden), radialen Verzweigung. Das geförderte Randwachstum führt bei *Silene acaulis* zur Bildung eines Flachpolsters. Die abgestorbenen Blätter im Polster bleiben längere Zeit erhalten. Dadurch entsteht schließlich ein Vollflachpolster. Die Sproßabschnitte im Polster bilden kurze Wurzeln. Sie durchwurzeln die Polstermasse (abgestorbene Blätter), dringen aber auch nach außen und durchwurzeln die obersten Bodenschichten. Die Polwurzel ist stets vorhanden und kräftig entwickelt. Sie verzweigt sich aber rasch in annähernd gleich dicke Seitenwurzeln. Die Wurzeln breiten sich im vorliegenden Fall selbst im lockeren, tiefgründigen Schutt fast nur in den oberen, humosen Bodenschichten aus. Die flachstreichenden Wurzeln sind mit Wurzelknospen besetzt. Aus den Wurzelknospen bilden sich Wurzelsprosse, die aufwärts wachsen und sich dabei bewurzeln. An der Bodenoberfläche bilden diese Wurzelsprosse, wie der Hauptsproß der Mutterpflanze, jeweils ein Vollflachpolster. Auf diese Weise kann eine zusammenhängende Polsterkolonie entstehen, die in der erhalten gebliebenen Polwurzel zusammenläuft (Abb. 161, unten, rechts). Wenn Wurzelstränge an die Bodenoberfläche gelangen, bilden sie viele, dicht bürstenförmig zusammenstehende Wurzelsprosse (Abb. 161, oben, rechts).



Abb. 161: Kalk-Polsternelke *Silene acaulis*, an südseitiger Schutthalde auf Schutt-Rendsina mit Pechhumusbildung, Montasch, Julische Alpen, 2000 m NN, Hor.: A stark humoser, lehmiger Schluff, durchsetzt mit Kalkgrus, AC humoser lehmiger Schluff in Kalkgrus und -schutt, C Kalkgrus und -schutt, sehr locker.

Die **Silikat-Polsternelke** *Silene exscapa* (Abb. 162, 163) kommt in der alpinen und vereinzelt in der subnivalen Stufe in Fels-, Schutt- und Sandfluren, in lückigen Krummseggenrasen und in Nacktriedgesellschaften auf sauren, steinigen Böden vor. Der Sproß bildet ein noch dichteres Polster als jener von Silene acaulis. Zunächst entsteht durch das geförderte Randwachstum ein Vollflachpolster. Im älteren Zustand klingt das Randwachstum zugunsten des Oberflächenwachstums ab. Das Endergebnis ist ein Vollkugelpolster, das sehr dicht sein kann. An den Polstersprossen entstehen sproßbürtige Wurzeln, die die Polsterfüllmasse durchwurzeln und auch kurz in den Boden eindringen. Einige Sproßwurzeln können zu langen, kräftigen Wurzelsträngen erstarken und sich ähnlich wie die Polwurzel verzweigen. Die Hauptbewurzelung erfolgt aber, zumindest über einen längeren Zeitraum, durch die deutlich hervortretende Polwurzel. Diese verzweigt sich in annähernd gleich starke Seitenwurzeln. Die längeren Wurzeln dringen zwar in den Schutt ein, doch breiten sie sich in dem kühlen, feuchten Boden bald seitwärts aus. Der Faserwurzelbesatz ist relativ groß.



Abb. 162: Silikat-Polsternelke *Silene exscapa*, auf Sand, Gamsgrube, Glocknergebiet. Foto: Lichtenegger

Der **Himmelsherold** *Eritrichum nanum* (Abb. 164, 165) kommt in den Zentralalpen in der oberen alpinen Stufe und in der subnivalen Stufe in sonnenreichen Lagen in Felsspalten, in Schuttfluren und in lückigen Nacktriedgesellschaften auf sauren, steinigen Böden vor. In den Südalpen ist er auf Kalk besonders dann zu finden, wenn er in humosem Material wurzeln kann. Der Sproß bildet ein dichtes Vollkugelpolster. Von den Sprossen im Polster gehen kurze Wurzeln aus, die kaum nach außen dringen. Die Polwurzel ist stets kräftig entwickelt. Im lockeren Feinschutt ist sie über einen längeren Abschnitt vorwüchsig (Abb. 165, oben). Wenn sie dünner wird, verzweigt sie sich in nahezu gleich lange, dünne Seitenwurzeln. Im Block

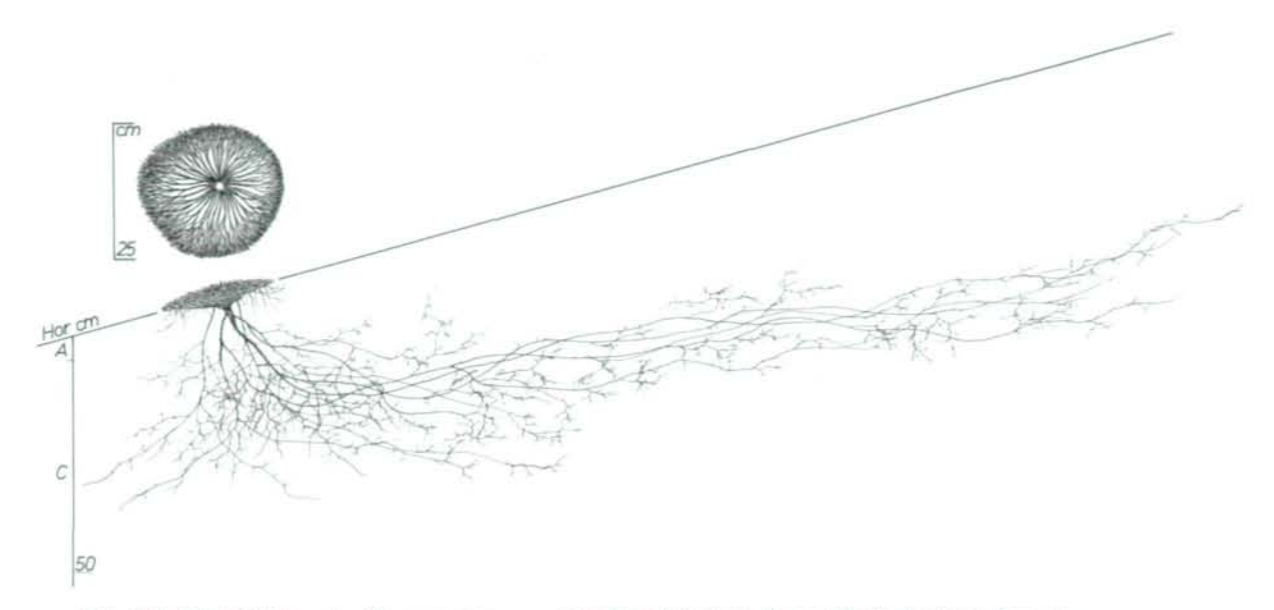


Abb. 163: Silikat-Polsternelke *Silene exscapa*, an südseitiger Silikatschuttflur auf flachgründigem Ranker, Glocknergebiet, 2500 m NN, Hor.: A stark feinmoderig humoser, lehmiger Schluff mit Grus, C Kolluvium aus sandigem Schluff und plattigem Grus und Schutt aus Kalkglimmerschiefer.



Abb. 164: Himmelsherold *Eritrichum nanum*, in Silikatschutt, Großer Hafner, 2980 m NN. Foto: Lichtenegger

schutt verliert die Polwurzel rasch ihre Vorwüchsigkeit (Abb. 165, unten). Sie bildet mehrere, gleich dicke Seitenwurzeln aus. Die längerenWurzeln verlaufen meist hangaufwärts in den humosen Bodenschichten. In den humus- und feinerdearmen Böden schmiegen sie sich häufig an den plattigen Fels.

Die **Polster-Miere** *Minuartia sedoides* (Abb. 166) kommt vorwiegend in der alpinen und subnivalen Stufe im Moränenschutt, in lückigen Krummseggenrasen und in Nacktriedgesellschaften auf jungen Böden über Silikatgestein vor. Wegen ihres häufigen Vorkommens in lückigen Krummseggenrasen gilt sie als Kennart der Caricetalia curvulae. Von der gestauchten Grundachse zweigen mehrere Seitensprosse ab. Die oberen, aufwärts wachsenden, verkürzten Sprosse bilden unter radialer Verzweigung ein Flachpolster. Die unteren, seitwärts verlaufenden, verlängerten Sprosse entwickeln eine polwurzelähnlich erstarkte Sproßwurzel. Nach weiterem seitwärts gerichteten Wachstum verzweigen sie sich in mehrere aufwärts verlaufende Seitentriebe. Diese bilden an der Bodenoberfläche ebenfalls Flachpolster, die sich

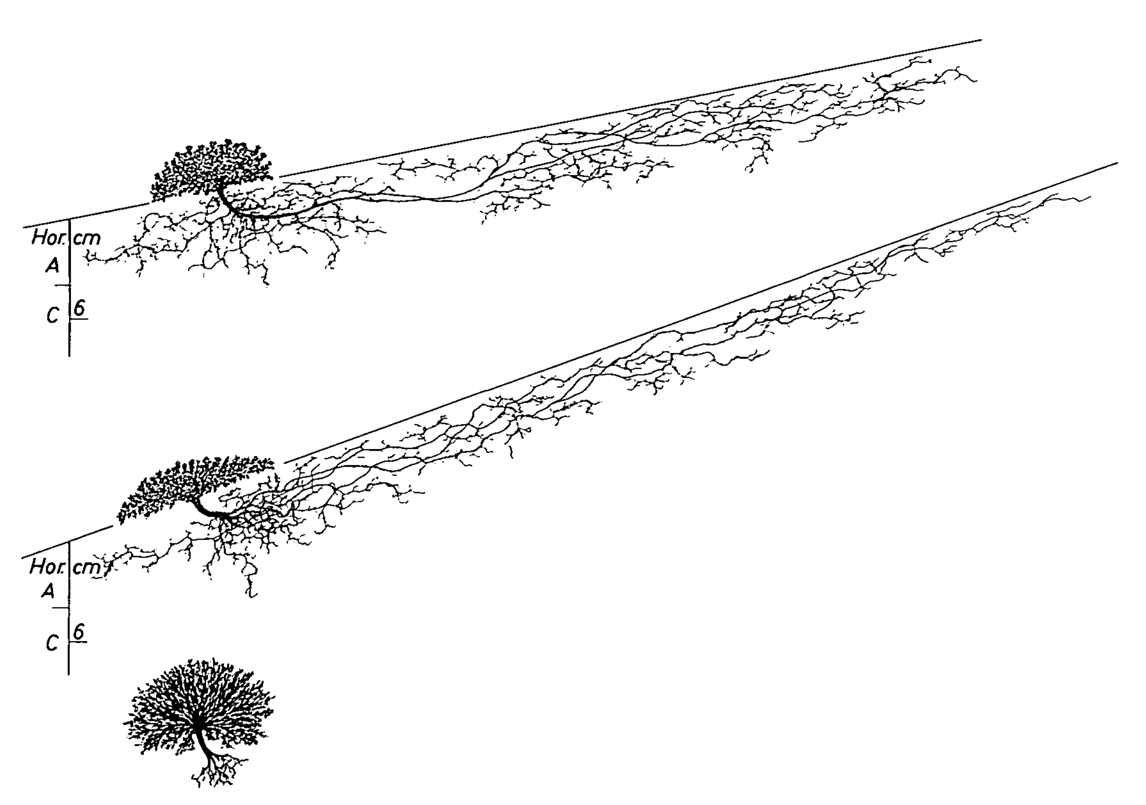


Abb. 165: Himmelsherold *Eritrichum nanum,* Gipfelflur des Großen Hafner, flachgründiger Silikatranker, 2980 m NN, Hor.: A Feinmoderreicher Grus, C Grus und plattiger Schutt.

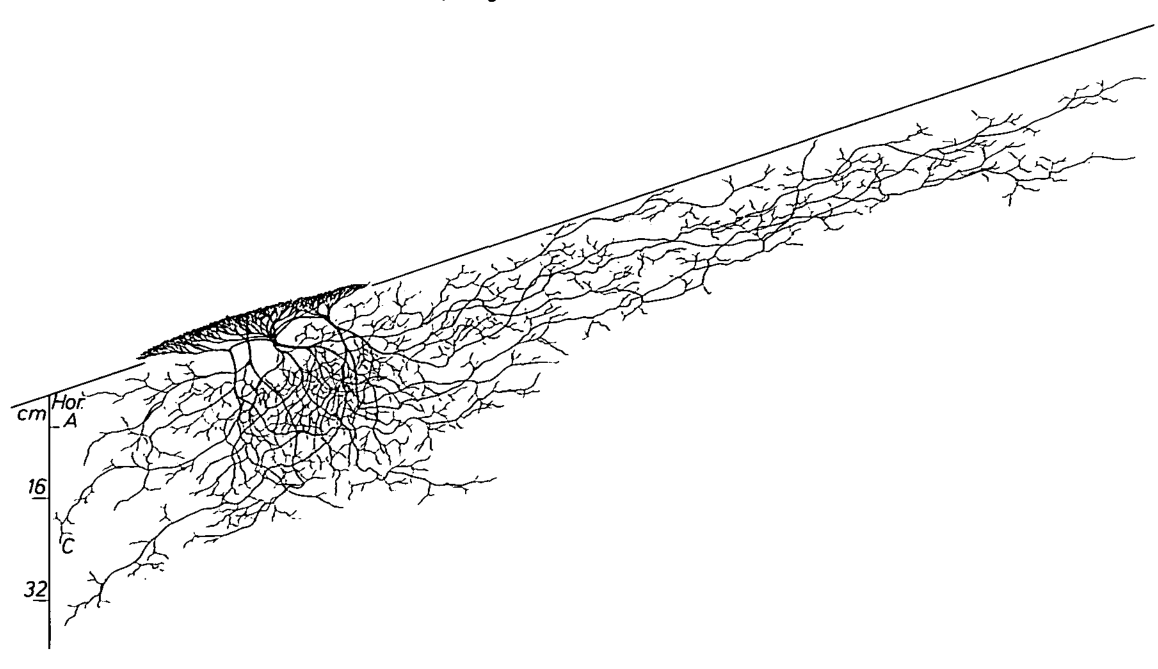


Abb. 166: Polster-Miere *Minuartia sedoides,* an südseitigem Moränenschuttfächer auf flachgründigem Ranker, Glocknergebiet, 2500 m NN, Hor.: A feinmoderreicher, schluffiger Sand mit Grus, C plattiger Grus und Schutt aus Kalkglimmerschiefer.

mit dem Polster der Mutterpflanze vereinen. Die Hauptbewurzelung geht von der Polwurzel aus. Sie verzweigt sich wie die erstarkten Sproßwurzeln in mehrere lange Seitenwurzeln. Die Bewurzelung beschränkt sich auf die obersten Bodenschichten. Die längeren Wurzeln wachsen vorwiegend hangaufwärts.

Der **Säuerling** *Oxyria digyna* (Abb. 167) wächst in der alpinen und nivalen Stufe vorwiegend in Geländevertiefungen auf schneefeuchtem Schutt. Er gilt als Kennart des Oxyrietum (Androsacion alpinae). Der gestauchte Wuchs und die spitzenwärts geförderte radiale Verzweigung führen zur Bildung eines rel. dichten Polsters. Bei verstärktem Randwachstum entstehen flache Polster. Bei stärkerem Oberflächenwachstum, vor allem bei älteren Pflanzen, bilden sich kugelige Polster. An den untersten, dem Boden aufliegenden Sproßtrieben entstehen sproßbürtige Wurzeln, die zu stärkeren Strängen heranwachsen können. Sie sind aber stets schwächer entwickelt als die Polwurzel. Diese bildet sehr bald mehrere kräftige Seitenwurzeln, die sich weiter in zahlreiche lange, dünne Wurzeln verzweigen. Die Wurzeln breiten sich ausschließlich in den oberen Bodenschichten aus.

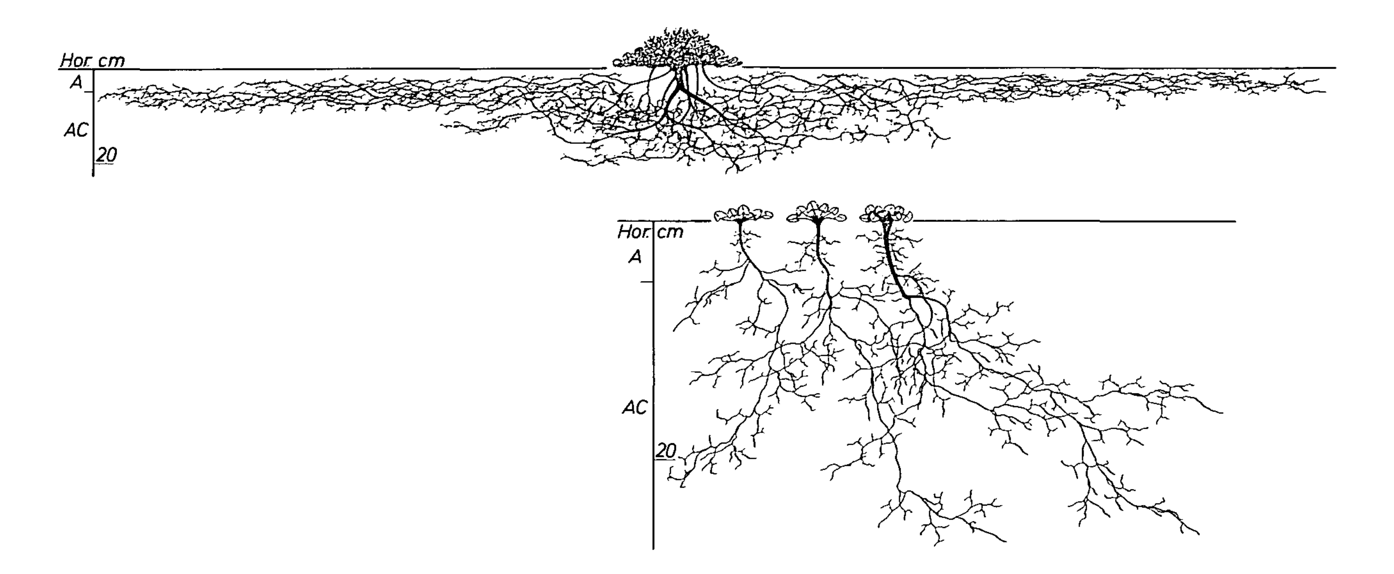


Abb. 167: Säuerling *Oxyria digyna*, an nordseitiger Hangmulde eines Moränenschuttfächers auf flachgründigem Schuttranker, Glocknergebiet, 2500 m NN, Hor.: A feinmoderreicher schluffiger Sand, C plattiger Grus und Schutt aus Kalkglimmerschiefer. Pflanzenbestand: 2 *Oxyria digyna, Saxifraga bryoides, Salix herbacea*, 1 *Androsace alpina, Saxifraga stellaris, S. oppositifolia, S. moschata, S. androsacea, Veronica alpina, Gentiana brachyphylla, Phyteuma globulariifolium, Cerastium uniflorum, Minuartia biflora* u.a. Oben alte Pflanze, unten 3 junge Pflanzen.

Der **Alpen-Mannsschild** *Androsace alpina* (Abb.168) wächst in den Zentralalpen vorwiegend in der subnivalen Stufe im schneefeuchten Feinschutt. Er gilt als Kennart des Androsacetum alpinae (Androsacion alpinae). Von der gestauchten Grundachse gehen Kriechsprosse aus, die an der Bodenoberfläche durch radiale Verzweigung Polster bilden. Bei gefördertem Randwachstum ergeben sich flachere Polster. Bei gefördertem Oberflächenwachstum entstehen Kugelpolster. Die im Boden verlaufenden Kriechtriebe sind bewurzelt. Die Sproßwurzeln bleiben kurz und breiten sich in den obersten Bodenschichten aus. Die Polwurzel kann tiefer in den

Feinschutt eindringen. In den feuchteren, tieferen Bodenschichten verzweigt sie sich in lange, seitwärts verlaufende Wurzelstränge. Die Feinverzweigung ist gering. Die Bewurzelung der kleinen Pflanze ist sehr groß. Die Verlagerung der Hauptbewurzelung in tiefere Bodenschichten sichert der Pflanze die Wasserversorgung auch bei Kälteeinbrüchen, die in dieser Höhenlage selbst in der warmen Jahreszeit kurzzeitig zu Bodenfrost führen können.

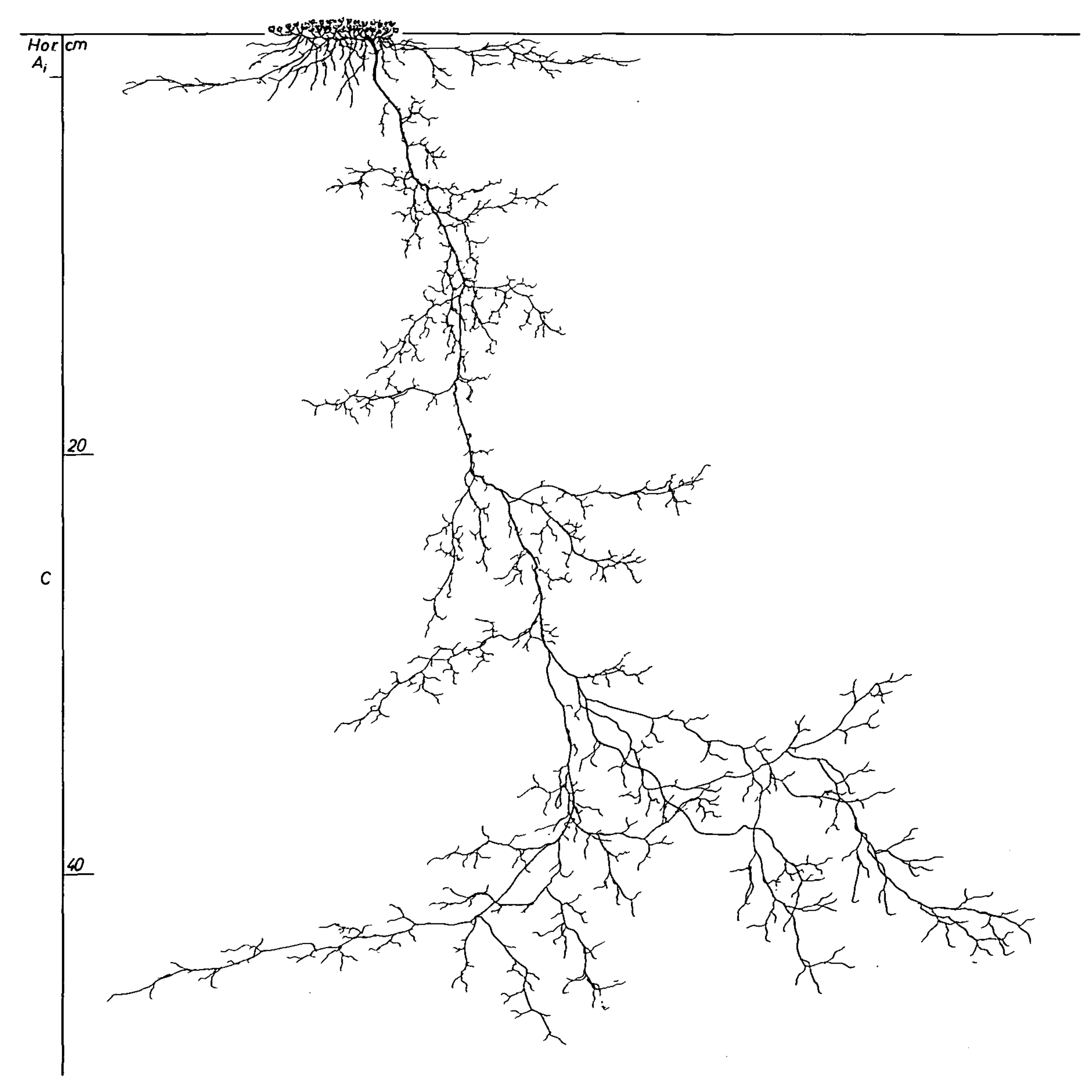


Abb. 168: Alpen-Mannsschild *Androsace alpina*, nordseitiger Moränenschuttfächer, Glocknergebiet, 2500 m NN, Hor.: A_i unregelmäßig humoser sandiger Feinschutt, C sandiger Feinschutt aus Kalkglimmerschiefer. Pflanzenbestand wie bei *Oxyria digyna*.

Der **Wulfen-Mannsschild** *Androsace wulfeniana* (Abb. 169) wächst in den Zentralalpen in der alpinen Stufe in Felsnischen auf initialem Ranker. Das Sproßsystem ist ein Rosettenkolumellenpolster, das sich langsam aufbaut. Die ältesten, tiefliegenden Sprosse haben die vertrockneten Blätter bereits verloren. Sie bilden die Füllmasse im Polster. Die aufstrebenden, jüngeren Sproßsäulchen sind dicht mit vertrockneten Blättern umhüllt. Der Moder in den Felsnischen, in dem die Pflanze wurzelt, wird zur Gänze von ihr selbst gebildet. Die Sproßwurzeln entstehen vorwiegend an den Sproßverzweigungen. Ihre Feinverzweigung ist sehr groß. Die auffallend starke Durchwurzelung führt zu massiver Durchdringung des Moderpaketes. Außerdem verleiht sie der Pflanze eine starke Haftung an dem Felsen.

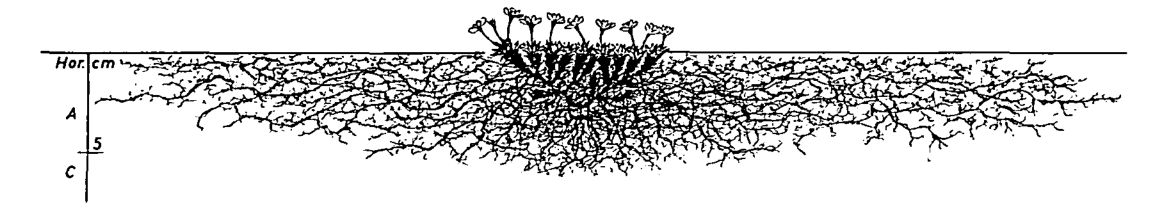


Abb. 169: Wulfen-Mannsschild *Androsace wulfeniana*, Nische eines Felsabbruches auf initialem Ranker, Falkert-Spitze, Kärnten, 2308 m NN, Hor.: A Moder, sehr stark durchwurzelt, C Phyllitfels.

Der **Moschus-Steinbrech** *Saxifraga moschata* (Abb. 170) kommt in der subalpinen und in der alpinen Stufe in Fels- und Schuttfluren, in lückigen Blaugras- und Polsterseggenrasen, in Nacktried- und in Schneebodengesellschaften auf basenreichen, steinigen Böden vor. Er gilt als Kennart des Seslerion. Von der im Boden liegenden Grundachse gehen seitwärts wachsende Kriechsprosse aus. Wenn sie sich nach oben wenden, verzweigen sie sich radial und bilden Kolumellenpolster, die an der gleichmäßigen Beblätterung der Polstersprosse zu erkennen sind. Die einzelnen Polster können zusammenfließen. Die Kriechsprosse bilden ziemlich kräftige Sproßwurzeln. Am Grunde der Polster treten die Sproßwurzeln in Büscheln gehäuft auf. Die Polwurzel, die das gesamte Polster vereint, verzweigt sich bald in gleich dicke, lange Seitenwurzeln. Sie breiten sich mit den dickeren, längeren Sproßwurzeln in den oberen humosen Bodenschichten aus.

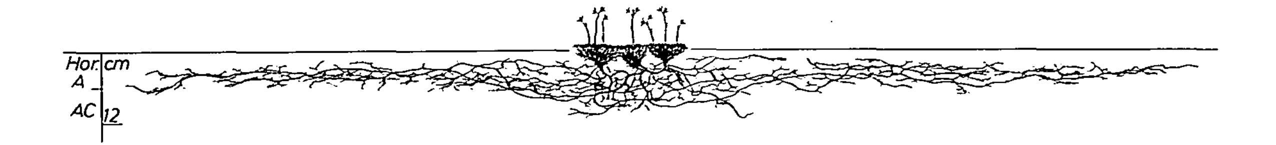


Abb. 170: Moschus-Steinbrech *Saxifraga moschata*, an schattseitigem Moränenschuttfächer auf flachgründigem Ranker, Glocknergebiet, 2500 m NN, Hor.: A feinmoderreicher schluffiger Sand, steinig, AC schwach humoser schluffiger Sand in Feinschutt aus Kalkglimmerschiefer. Pflanzenbestand wie bei *Oxyria digyna*.

Der **Moos-Steinbrech** *Saxifraga bryoides* (Abb. 171, 172) wächst in der alpinen und in der subnivalen Stufe in Silikatschuttfluren und in lückigen Nacktriedgesellschaften auf kalkarmen Gesteinsböden. Er gilt als Kennart des Androsacion alpinae. Der Sproß bildet ein vielköpfiges, lockeres Flachpolster mit Ausläuferästen, das als Kriechpolster bezeichnet wird. Von der gestauchten Grundachse gehen strahlig viele Kriechtriebe aus, die sich endwärts meist gabelig verzweigen. Wenn die aufstrebenden Kriechtriebe die Bodenoberfläche erreichen, bilden sie durch radiale Verzweigung ± dichte Flachpolster. Die ganze Polsterkolonie kann sich dicht zusammenschließen. Sie kann auch lappig aufgelockert sein. An den Kriechtrieben entstehen viele lange, reich verzweigte Sproßwurzeln. Die Polwurzel, die die ganze Polsterkolonie zusammenhält, tritt als schwach verdickter Strang kaum noch hervor. Sie verzweigt sich bald in lange Seitenwurzeln, die sich mit den Sproßwurzeln flach im Boden ausbreiten. Ihre Feinverzweigung ist groß.

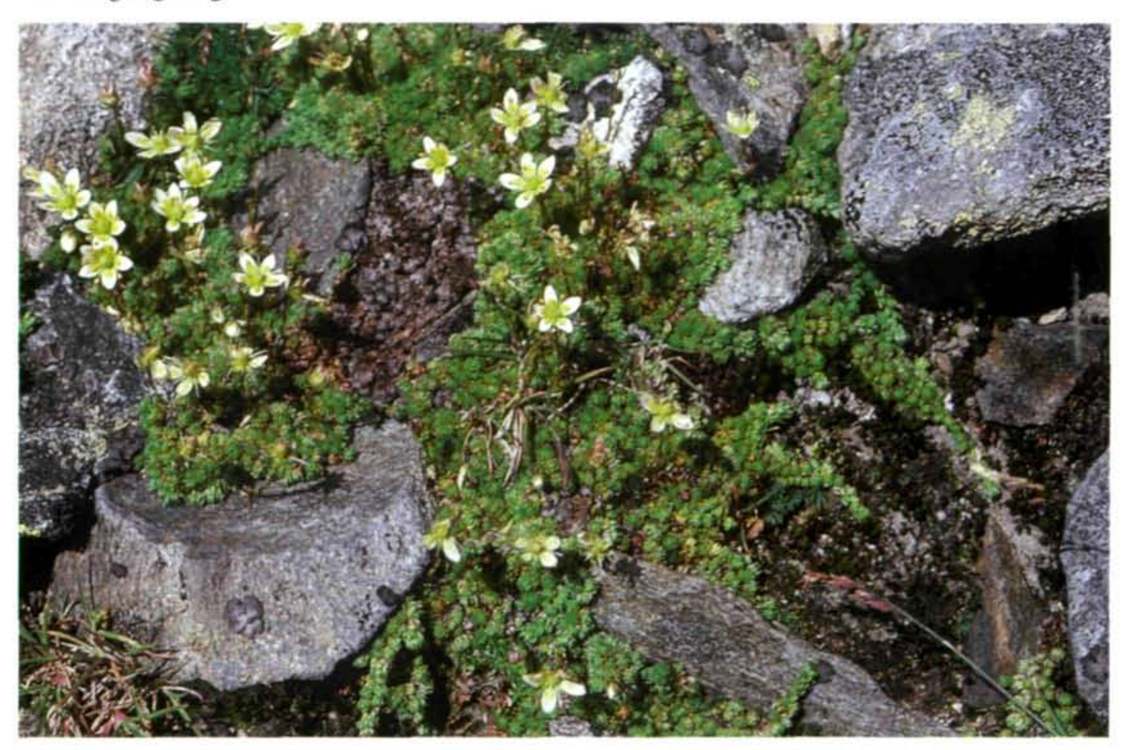


Abb. 171: Moos-Steinbrech *Saxifraga bryoides*, auf Kalkglimmerschiefer, Glocknergebiet, 2500 m NN.

Der **Krusten-Steinbrech** *Saxifraga crustata* (Abb. 173, 174) kommt von der montanen bis in die alpine Stufe in Fels- und Schuttfluren, in steinigen Blaugras- und in Polsterseggenrasen stets auf kalkreichem Gestein vor. Der Sproß bildet ein Vollkugelpolster. Von der Sproßbasis gehen kriechende Achsentriebe aus, die endwärts wieder Kugelpolster entwickeln. Die sekundären Polster, die mit der Mutterpflanze verbunden sind, können zusammen mit dem Primärpolster rasige Polsterkolonien bilden. An den Achsentrieben der Polster und an den verlängerten Kriechtrieben entstehen zahlreiche dünne Sproßwurzeln. Die Polwurzel ist kräftig entwickelt und in mehrere lange Seitenwurzeln verzweigt. Diese verzweigen sich wieder in schnurartig verlängerte, dünne Wurzelstränge. Die Feinverzweigung ist sehr groß. An den fein verzweigten, dünnen Wurzeln haftet der Moderhumus. Dadurch entstehen lange, dicke Strähne. Die Farbe der alten Wurzeln ist dunkelgrau bis schwarz.

Abb. 172: Moos-Steinbrech *Saxifraga bryoides*, an schattigem Moränenschuttfächer auf flachgründigem Ranker, Glocknergebiet, 2500 m NN, Hor.: A feinmoderreicher, schluffiger Sand, steinig, AC schwach humoser schluffiger Sand in Feinschutt aus Kalkglimmerschiefer. Pflanzenbestand wie bei *Oxyria digyna*.



Abb. 173: Krusten-Steinbrech *Saxifraga crustata*, auf ruhendem Kalkschutt, Julische Alpen, 1950 m NN.
Foto: Lichtenegger

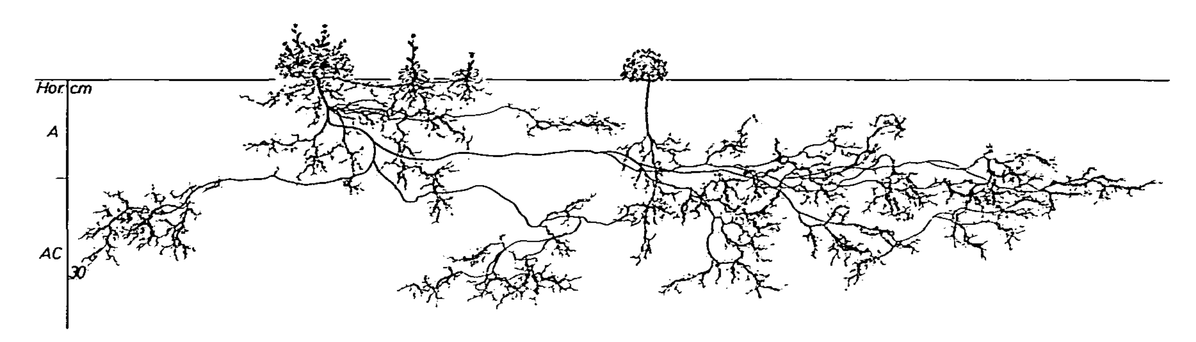


Abb. 174: Krusten-Steinbrech *Saxifraga crustata*, an südseitiger, ruhender Kalkschutthalde auf Moderrendsina, Julische Alpen 1950 m NN, Hor.: A Feinmoder mit Feinschutt, AC humoser Kalkschutt, C Kalkschutt.

Der **Traubige Steinbrech** *Saxifraga paniculata* (Abb. 175) kommt von der montanen bis in die alpine Stufe vor. Er wächst vornehmlich in Felsfluren und in flachgründigen alpinen Rasen über zerklüftetem Fels aus Kalk oder aus kalkreichem Gestein. Wegen seines vorwiegenden Auftretens in Spalten basenreicher Gesteine gilt er als Kennart des Potentillion caulescentis. Die Keimpflanze bildet zunächst eine vorwüchsige Polwurzel und einen kurz aufwärts wachsenden Sproß, der mit einer Blattrosette abschließt. Danach gehen aus dem Mittelteil des Primärsprosses radial Seitensprosse hervor, die zunächst seitwärts verlaufen, dann aber zur Bildung von Blattrosetten aufwärts wachsen. Am Grunde der Blattrosetten, die nach der Bildung eines Blütensprosses absterben, gehen abermals radial Seitensprosse hervor. Wenn die Seitensprosse kurz bleiben, entstehen dichte Polster. Wenn sie sich verlängern, bilden sich aufgelockerte Rosettenpolster (RAUH, 1940). Bei alten Rosettenpolstern kann der Rest des längst abgestorbenen Muttersprosses mit dem Kopf der Polwurzel infolge Überlagerung mit Bestandesabfall tiefer im Boden liegen. Die im Boden verlaufenden Seitensprosse sind mit Sproßwurzeln besetzt. Solange das Rosettensystem mit der Polwurzel verbunden ist, bleiben die Sproßwurzeln rel. kurz und dünn. Wenn sich Rosetten von der Mutterpflanze lösen, bilden sie kräftigere Sproßwurzeln. Die Polwurzel verzweigt sich in den steinigen Böden frühzeitig in lange Seitenwurzeln. Die Wurzelstränge suchen sich meist in seitwärts gerichtetem Verlauf den Weg durch die mit Moderhumus gefüllten Felsspalten. Die Faserwurzelbildung wird in „Humusnestern" verstärkt.

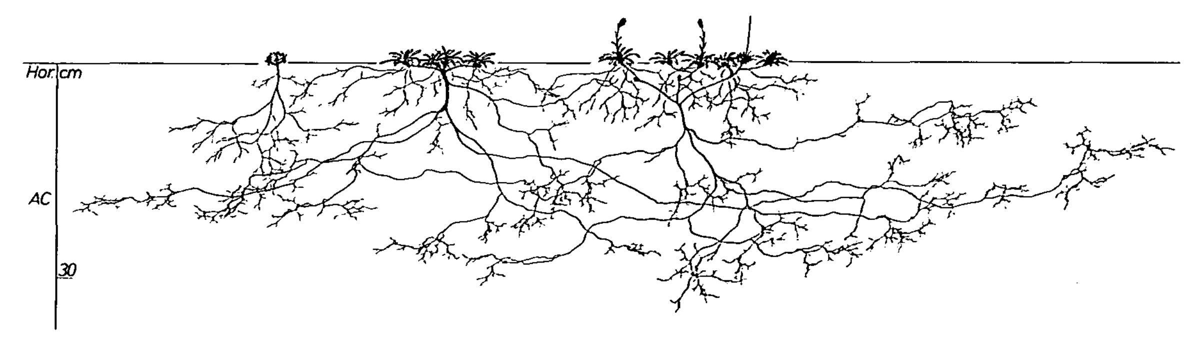


Abb. 175: Traubiger Steinbrech *Saxifraga paniculata*, südseitiger Felsrasen auf zerklüftetem Kalkgestein, Villacher Alpe, 1950 m NN. Abb.: Links: Jungpflanze mit Polwurzel und Tochterrosetten. Mitte: Ältere Pflanze mit verlängerten Seitensprossen. Rechts: Alte Pflanze mit tiefer liegenden, überdeckten Seitensprossen. Hor.: AC zerklüftetes Kalkgestein, Spaltenfüllung mit Feinmoder. Pflanzenbestand: 2 *Carex humilis, Sesleria albicans, Erica herbacea, Globularia cordifolia*, 1 *Saxifraga paniculata, Primula auricula, Pinus mugo* u.a.

Der **Blaugrüne Steinbrech** *Saxifraga caesia* (Abb. 176) wächst in der subalpinen und alpinen Stufe vorwiegend in Spalten oder Ritzen von Kalkfelsen, die meist nur sehr wenig mit Humus ausgefüllt sind. Da die Wurzeln in feine Felsritzen eindringen, sieht es oft so aus, als würde die Planze am Felsen haften. In Blaugras- und Polsterseggenrasen kommt sie nur vor, wenn sie auf anstehendem Gestein siedeln kann. Trotzdem gilt sie als Kennart des Caricetum firmae (Seslerion). Der Schwerpunkt ihres Auftretens liegt aber in den Felsspaltengesellschaften (Asplenietea trichomanis). Die radial ausstrahlenden Seitentriebe der Rosetten sind sehr kurz. Es entsteht dadurch ein dichtes Vollkugelpolster. Nach Überdecken mit Bestandesabfall verkahlen die untersten Äste. An den Seitenästen entstehen Sproßwurzeln, von denen einige erstarken können. Die Hauptbewurzelung geht aber von der Polwurzel aus. In gängigeren Spalten erreicht sie als vorwüchsiger Strang eine größere Länge. In schmalen Spalten verzweigt sie sich rasch in annähernd gleich kräftige Seitenwurzeln. Die Wurzelstränge verlaufen in seitlicher Richtung in den wenig bis kaum mit Humus ausgefüllten Spalten.

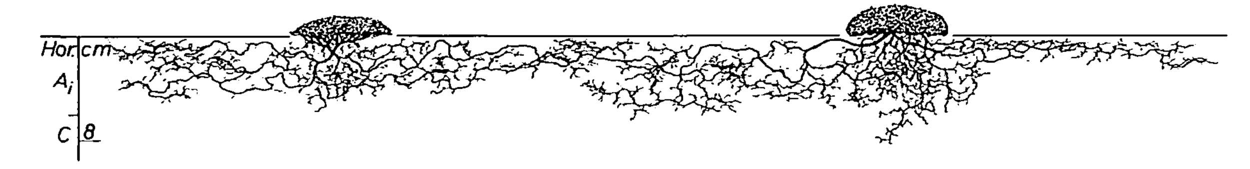


Abb. 176: Blaugrüner Steinbrech *Saxifraga caesia*, an südseitigem Kalkfelsen auf initialem Ranker, Villacher Alpe, 1910 m NN, Hor.: A_i Kalkfels, Spaltenfüllung mit Feinmoder, C Kalkfels.

Das Vorkommen des **Bach-Steinbrech** *Saxifraga aizoides* (Abb. 177, 178) reicht von der hochmontanen bis in die subnivale Stufe. Er wächst vorzugsweise auf überrieselten Felsen, auch im nassen Schutt, an steinigen Bachufern, in Quellfluren, in Flachmooren, auf Schneeböden und im schneefeuchten Moränenschutt. Er gilt als Kennart des Cratoneurion commutati. Der Bach-Steinbrech ist keine echte Polsterpflanze. Unter dem Einfluß von Kälte und zeitweiser Trockenheit können sich die Kriechtriebe verkürzen. Das Ergebnis ist ein sogenanntes Scheinpolster. Einen solchen Scheinpolsterwuchs nimmt er nicht selten in der subnivalen Stufe an. In den meisten Fällen wächst er aber rasig. Von der gestauchten Grundachse der Keimpflanze gehen niederliegende Kriechsprosse aus. Nach mehreren Zentimetern Längenwachstum beginnen sie an der Spitze Wurzeln zu schlagen und in rosettenartiger Anordnung Laubtriebe zu bilden. Am Grunde der rosettenartig angehäuften Laubtriebe geht ein neuer Kriechsproß hervor, der die Ausbreitung des Sproßsystems fortsetzt. Auf diese Weise können große rasige Teppiche entstehen. Die sproßbürtige Bewurzelung geht von der Basis der gehäuften Sproßtriebe aus. Einige Sproßwurzeln können polwurzelartig erstarken. Die Sproßwurzeln breiten sich mit ihren langen Verzweigungen knapp unter Flur weit seitwärts aus. Ihre Feinverzweigung ist relativ groß.



Abb. 177: Bach-Steinbrech *Saxifraga aizoides*, auf sickerfeuchtem Silikatschutt, Glocknergebiet, 2400 m NN.

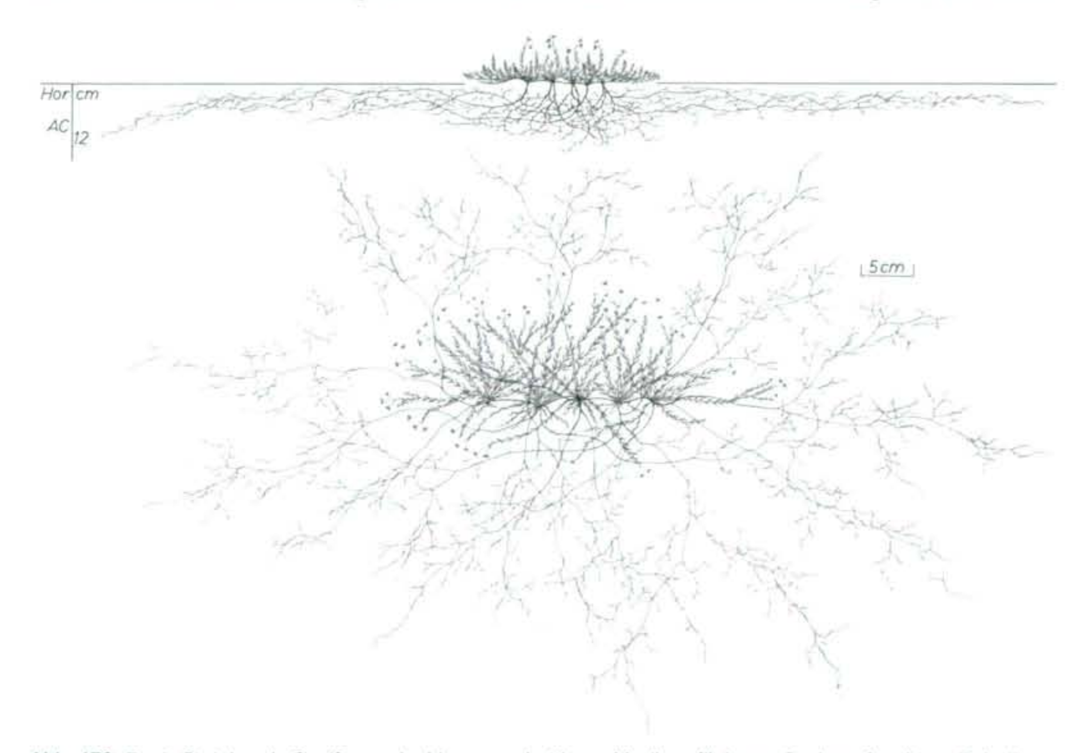


Abb. 178: Bach-Steinbrech *Saxifraga aizoides*, an schattigem Moränenfächer auf schneefeuchtem Schutt, Glocknergebiet, 2560 m NN, Hor.: AC unregelmäßig humoser Feinschutt, C feuchter Feinschutt aus Kalkglimmerschiefer. Unten: Vergrößerter Ausschnitt, von oben gesehen.

Der **Gegenblättrige Steinbrech** *Saxifraga oppositifolia* (Abb. 179) kommt in der alpinen und subnivalen Stufe vorwiegend in Silikatschuttfluren, aber auch in Felsfluren und in Steinrasen entlang windigen Graten vor. Er gilt als Kennart der Thlaspietea rotundifolii. Die Art zählt zu den Kriechpolsterpflanzen. Ihre Entwicklung, die RAUH (1940) eingehend beschrieben hat, wird anschließend nur stark verkürzt wiedergegeben. Bereits der Hauptsproß der Keimpflanze entwickelt sich zu einem Kriechtrieb, desgleichen auch die Seitenäste erster Ordnung. In weiterer Folge entstehen aus den oberen Knospen der Kriechsprosse und aus deren Verzweigungen aufwärts wachsende beblätterte Kurztriebe. Je zahlreicher sie auftreten, umso rascher entwickelt sich die kriechende Jungpflanze zu einer Polsterpflanze. Wenn das Wachstum der Kriechsprosse vorherrscht, wächst die Art rasig. Nimmt das periodische Wachstum der beblätterten Kurztriebe überhand, entstehen dichtere Flachpolster. An der Basis der Kriechsprosse können polwurzelartig erstarkte Sproßwurzeln entstehen. Entlang der Kriechsprosse entwickeln sich zahlreiche kurze, dünne Sproßwurzeln. Die Polwurzel bleibt stets erhalten. Sie verzweigt sich aber sehr bald in kräftige Seitenwurzeln. Diese breiten sich mit den Sproßwurzeln flach im Boden aus. Stark bewurzelte Sproßtriebe können nach gewaltsamer Trennung vom Muttersproß weiterwachsen (RAUH, 1940). Die Feinverzweigung der Wurzeln ist groß. Die Gesamtbewurzelung der Pflanze ist sehr stark.

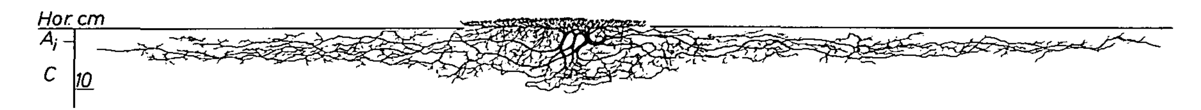


Abb. 179: Gegenblättriger Steinbrech *Saxifraga oppositifolia*, nordseitiger Moränenschutthang, Glocknergebiet, 2560 m NN, Hor.: A_i schwach feinmoderiger, sandiger Feinschutt, C Feinschutt aus Kalkglimmerschiefer.

Der **Rudolph-Steinbrech** *Saxifraga rudolphiana* (Abb. 180, 181) wächst in der alpinen und subnivalen Stufe der Zentralalpen vorwiegend auf basenreichem Silikatschutt und in Felsspalten. Wegen des überwiegenden Oberflächenwachstums der aufwärts wachsenden, gestauchten, beblätterten Triebe gegenüber dem Randwachstum der seitwärts verlaufenden Triebe entsteht ein sehr dichtes Vollkugelpolster. In der Härte und Größe sind diese Polster nach RAUH (1940) mit den Schafpolstern Neuseelands vergleichbar. Die Polsterfüllmasse ist ein sehr wirksamer Wasserspeicher. Entlang der verlängerten Sproßtriebe entspringen zahlreiche Sproßwurzeln. Einige davon können polwurzelartig erstarken. Trotzdem geht die Hauptbewurzelung von der Polwurzel aus. Diese verzweigt sich frühzeitig in annähernd gleich starke Seitenwurzeln. Die Wurzelstränge verlaufen hauptsächlich seitwärts. Die Feinverzweigung der Wurzeln ist groß.

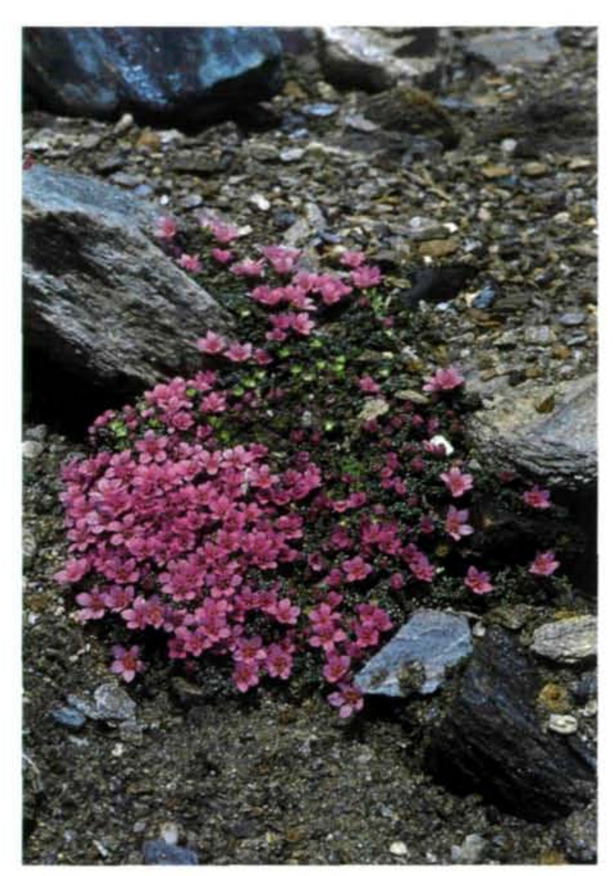


Abb. 180: Rudolph-Steinbrech *Saxifraga rudolphiana*, auf Kalkglimmerschiefer, Glocknergebiet, 2550 m NN. Foto: Lichtenegger

Abb. 181 (unten): Rudolph-Steinbrech *Saxifraga rudolphiana*, im Moränenschutt am Gletscherrand, Glocknergebiet, 2550 m NN, Hor.: A_i unregelmäßig humoser Sand, pH 7,7, C Sand und Feinschutt aus Kalkglimmerschiefer. Pflanzenbestand: 2 *Saxifraga rudolphiana*, *S. oppositifolia*, 1 *Silene exscapa*, *Saxifraga biflora*, *S. aizoides*, *Artemisia genipi*, *Gentiana prostrata*, *G. tenella*, *G. nana*, *G. brachyphylla*, *Poa laxa*, *Minuartia sedoides* u.a.



Der **Zweiblütige Steinbrech** *Saxifraga biflora* (Abb. 182) wächst in der hochalpinen Stufe der Zentralalpen vorwiegend im feuchten Moränenschutt. Infolge des starken Längenwachstums der liegenden Sproßtriebe entstehen aufgelockerte Flachpolster. Die liegenden Sproßtriebe strahlen rosettenartig aus. Wo sie abzweigen, bilden sich kräftige Sproßwurzeln. Diese verzweigen sich fächerförmig und breiten sich in den humosen Bodenschichten seitwärts aus. Eine Polwurzel konnte bei älteren Pflanzen nicht festgestellt werden.

Die **Alpen-Aurikel** *Primula auricula* ssp. *auricula* (Abb. 183) kommt von der oberen montanen bis in die alpine Stufe in Felsfluren, in Blaugras- und Polsterseggenrasen auf felsigen Böden mit geringer Humusauflage vor. Sie gilt als Kennart des Potentillion caulescentis, der kalkgebundenen Felsspaltengesellschaften. Wie die meisten Primula-Arten bildet sie ein aufrechtes Rhizom. Am Grunde der Rosetten entstehen aus gestauchten Seitentrieben neue Rosetten. Die alten sterben ab. Ihre Basen sind noch am Rhizom sichtbar. Die gelbweißen sproßbürtigen Wurzeln sind dick-fleischig. Entlang ihren verdickten Abschnitten sind sie nur

in wenige dünne Seitenwurzeln verzweigt. Entlang ihren dünnen Abschnitten bilden sie viele faserartig verlängerte Seitenwurzeln. Die Wurzeln verlaufen in Felsspalten oder in größeren Hohlräumen zwischen den Steinen, die stets mit Moderhumus aufgefüllt sind.

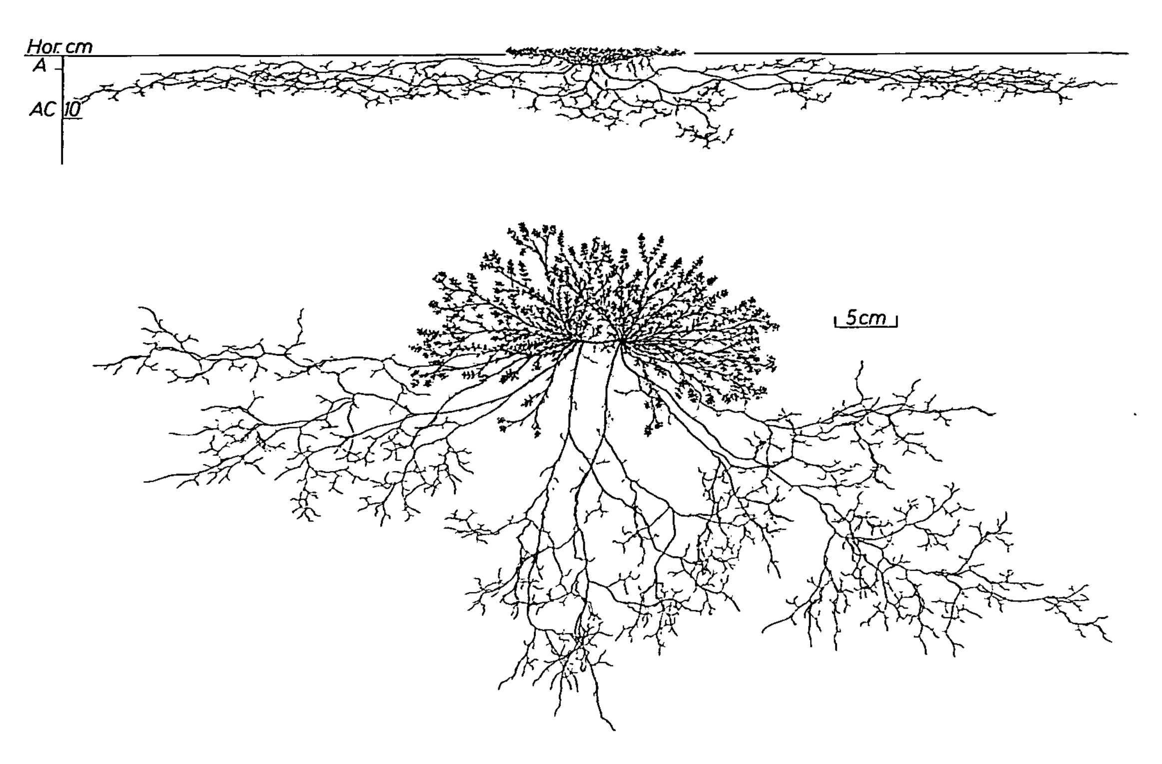


Abb. 182: Zweiblütiger Steinbrech *Saxifraga biflora*, an nordseitigem Moränenschuttfächer auf flachgründigem Ranker, Glocknergebiet, 2560 m NN, Hor.: A feinmoderreicher sandiger Feinschutt, C schwach humoser sandiger Feinschutt. Unten: Vergrößerter Ausschnitt, von oben gesehen.

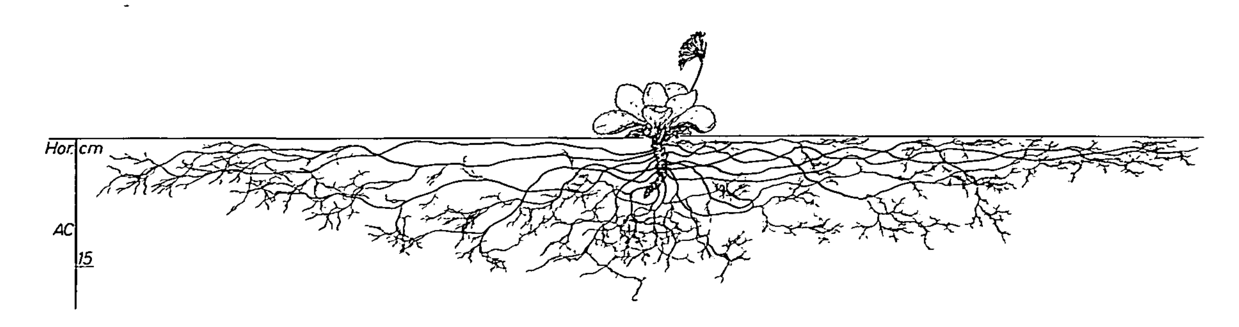


Abb. 183: Alpen-Aurikel *Primula auricula*, südseitiger Felsrasen über anstehendem Kalkgestein, Villacher Alpe, 1950 m NN, Hor.: AC zerklüftetes Kalkgestein, Hohlraumfüllung mit Feinmoder. Pflanzenbestand wie bei *Saxifraga paniculata*.



Abb. 184: Alpen-Aurikel *Primula auricula*, Wuchsort wie bei Abb. 183. Foto: Lichtenegger

5.2. Einfluß des Wassers auf das Wurzelwachstum

Neben der stammesgeschichtlich bedingten Aufgabe der Wurzel, den Überschuß an Assimilaten aufzunehmen, besteht ihre wichtigste Aufgabe in der Aufnahme des Wassers mit den darin gelösten Stoffen. Dazu dient ihr eine große Feinverzweigung, die mit jener des Blutgefäßsystems oder des Nervensystems vergleichbar ist.

Reichliche Zufuhr von Assimilaten und Mangel an Wasser bewirken eine starke Erhöhung der Feinverzweigung. So fand SCHWARZ (1946) bei Versuchen mit Tomaten und Kartoffeln, daß in trockenen Böden gewachsene Wurzeln wesentlich mehr Seitenwurzelansätze bilden als in feuchten Böden gewachsene. WEAVER (1926: 138) stellte bei Weizen in der Kurzgrasprärie bei einem mittleren Jahresniederschlag von 432 mm eine höhere Feinverzweigung fest als in der Hochgrasprärie bei einem Niederschlag von 737 mm. Die Wurzeln des Deutschen Weidelgrases *Lolium perenne* weisen in Holland auf trockenem Sandboden eine wesentlich größere Feinverzweigung auf als auf feuchtem Sandboden (Abb. 185). Neben der Feinverzweigung wird die Wurzeloberfläche noch beträchtlich durch die Bildung von Wurzelhaaren erhöht. Sie nehmen bei Trockenheit ebenfalls zu. KUTSCHERA (1960) beobachtete bei Weizen in der feuchteren Braunerde in Kärnten weniger Wurzelhaare als in den trockeneren Kalkbraunerden in Niederösterreich. Übersteigen bei zu hoher Trockenheit die Saugkräfte des Bodens jene der Wurzelhaare und der feinen Wurzelverzweigungen, bilden sich beide wieder zurück (LUNDEGARDH, 1954: 322, KUTSCHERA, 1960: 43). Das kann so weit gehen, daß die dickeren Seitenwurzeln zu Stummeln verkümmern (Abb.186) und daß die aus den Stummeln büschelförmig herauswachsenden feinen Faserwurzeln, die sich nach Niederschlägen rasch bilden, bei Trockenheit absterben. Beobachtet wurde dies bei der Zottigen Schwarzwurz *Scorzonera*



Abb. 185: Deutsches Weidelgras *Lolium perenne*, Holland. **Links:** Hoher Faserwurzelbesatz auf trockenem Sandboden. **Rechts:** Niedriger Faserwurzelbesatz auf feuchtem Sandboden. Fotos: Lichtenegger



Abb. 186: **Links:** Zottige Schwarzwurz *Scorzonera villosa* auf Rotlehm, Istrien. An der dick-strangförmigen Polwurzel sind die Seitenwurzeln zu kleinen Stummeln verkümmert. Aus ihnen gehen nach Niederschlägen Büschel von Faserwurzeln hervor. **Rechts:** Zwerg-Rhabarber *Rheum nanum* auf steinigem Wüsten-Rohboden, Gobi. Die feinen Saugwurzeln sind eng an die Rinde der Polwurzel angedrückt. Fotos: Lichtenegger

villosa bereits im submediterranen Raum als Folge von Sommertrockenheit und beim Kaukasischen Kümmel *Carum caucasicum* in 3050 m Seehöhe im Kaukasus als Folge von Frosttrocknis (KUTSCHERA & LICHTENEGGER, 1992). In der Gobi sind die feinen Saugwurzeln von *Rheum nanum* platt an die bräunliche Rinde der dicken, wasserspeichernden Polwurzel angepreßt (Abb. 186, links).

Bei hohen Saugkräften des Bodens erhöhen sich auch die Saugkräfte der Wurzeln. Außerdem erhöht sich ihr Verdunstungsschutz dadurch, daß in den Zellen der Gehalt an Assimilaten und an Salzen ansteigt und daß die Verholzung sowie das Ausmaß des verkorkten Abschlußgewebes und dessen Gehalt an Melanin zunimmt. Melanin wirkt auch als Fäulnisschutz.

Deshalb sind alte Wurzeln in staufeuchten, luftarmen Böden meist schwarz gefärbt wie beispielsweise jene von *Schoenus ferrugineus* und von *Carex appropinquata.* In frischen Böden gewachsene Wurzeln sind in der Regel heller als in trockenen Böden gewachsene Wurzeln. In warmen Gebieten mit länger andauernden Trockenperioden, wie im Mediterrangebiet, nimmt die Wasserspeicherung in den unterirdischen Organen der Pflanzen beträchtlich zu.

Bezeichnend dafür ist, daß im mediterranen Raum im Vergleich zu Mitteleuropa die Arten mit Zwiebeln, Knollen und Speicherwurzeln stark zunehmen. Das zeigen deutlich die Wurzeldarstellungen von LICHTENEGGER & KUTSCHERA (1993) auf Malta. Im Pamir weist *Ferula seraphshanika* noch in der trockenen, sommerwarmen alpinen Stufe eine extrem dicke Speicherwurzel auf (Abb. 187, links). Bei nahezu ständig anhaltender hoher Trockenheit nimmt die Verholzung der Wurzeln stark zu. Die am stärksten verholzten Wurzeln wurden im zentralasiatischen Raum, vor allem aber in der Gobi gefunden (Abb. 187, rechts).

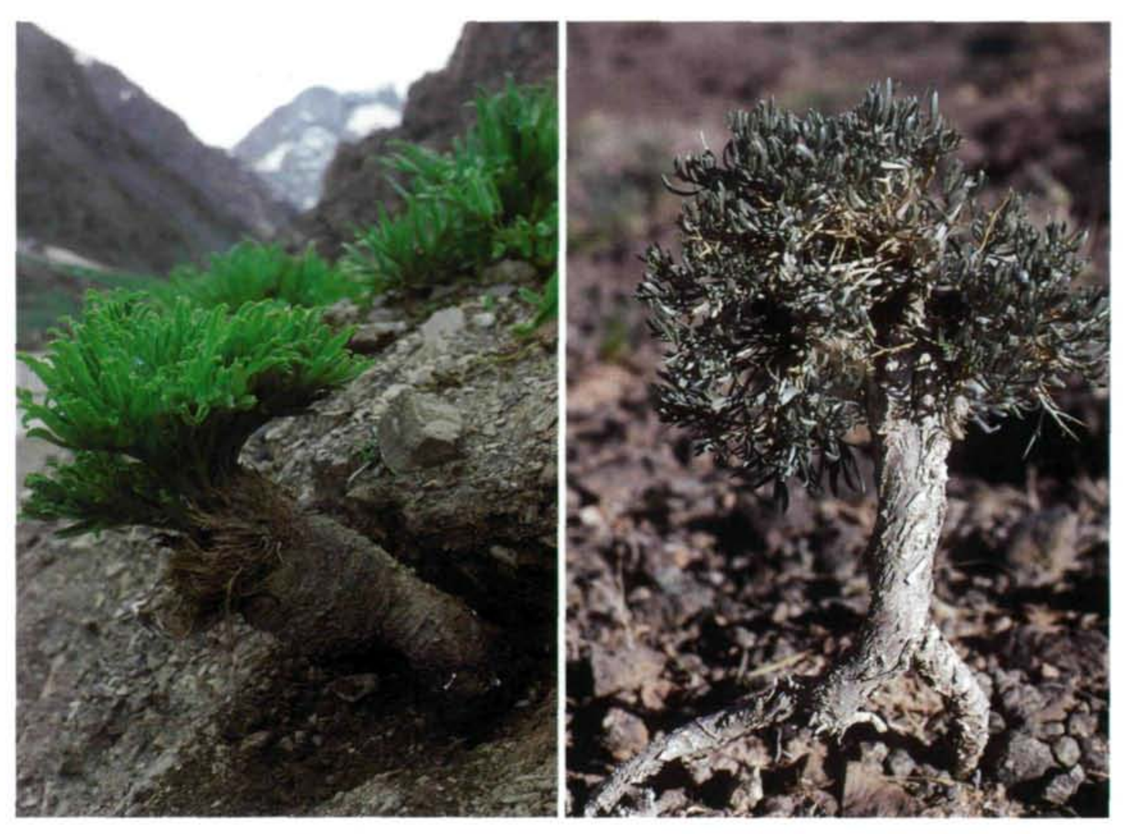


Abb. 187: **Links:** *Ferula seraphshanika*, stark verdickte, speichernde Polwurzel, alpine Stufe, Pamir.
Rechts: *Convolvulus tragacanthoides*, stark verholzte Polwurzel, Steinwüste, Gobi. Fotos: Lichtenegger

Eine weitere Möglichkeit zur Sicherung einer ausreichenden Wasserversorgung besteht in der Anpassung des Sproß-Wurzelverhältnisses an den Wasserhaushalt des Bodens. In den meisten Fällen nimmt mit zunehmender Trockenheit das Wurzelgewicht zu und das Sproßgewicht ab. Nach TUCKER & SEELHORST (1898) war bei Versuchen mit Hafer das Sproßgewicht bei höherer Feuchte bis 16,6 mal, bei mittlerer Feuchte bis 13,13 mal und bei Trockenheit bis 7,08 mal höher als das Wurzelgewicht. Nach POLLE (1910: 318) bleibt die Verschiebung des Sproß-Wurzelverhältnisses zugunsten der Wurzel bei zunehmender Trockenheit unabhängig von der physikalischen Bodenbeschaffenheit und unabhängig vom Nährstoffgehalt des Bodens aufrecht (Tabelle 3). Wie unterschiedlich das Sproß-Wurzelverhältnis bei extremen Standortsunterschieden sein kann, zeigt folgende Gegenüberstellung. Die Dickblättrige Wolfsmilch *Euphorbia paralias* hat an der Küste der Nördlichen Adria auf grundfeuchtem Sand im Vergleich zum Sproß nur ein mittelgroßes Wurzelsystem. Die Mongolische Wolfsmilch

Tabelle 3: Absolutes Gewicht der Wurzel und des oberirdischen Sprosses in mg bei Gerste auf feuchtem und trockenem Boden. Nach Polle (1910).

Bodenart	**Lehmboden**				**Sandboden**			
Bodenfeuchte	feucht		trocken		feucht		trocken	
Lufttrockengewicht mg	Wurzel	Sproß	Wurzel	Sproß	Wurzel	Sproß	Wurzel	Sproß
Bodenbeschaffenheit								
locker, ungedüngt	30	69	38	34	31	48	30	33
locker, gedüngt	38	62	41	40	35	39	28	34
fest, ungedüngt	40	80	43	44	42	71	38	40
fest, gedüngt	38	85	53	48	34	50	42	40

Euphorbia mongolica weist in der Gobi in einer zeitweise wasserführenden Erosionsrinne (Seira) im Vergleich zum kleinen Sproß ein großes Wurzelsystem auf. Auch der kleine halbkugelige Strauch *Convolvulus tragacanthoides* wird in der Steinwüste der Gobi von einer großen, tiefreichenden Polwurzel versorgt (Abb. 311). Im Vergleich dazu hat der rel. große Sproß von *Convolvulus cantabrica* auf Rotlehm in Istrien nur eine bescheidene Bewurzelung (Abb. 271). Entscheidenden Einfluß nimmt der Wasserhaushalt auch auf die räumliche Verteilung der Wurzelmasse im Boden, die sich aus dem Richtungswachstum der Wurzeln ergibt. Dieses wird durch die Schwerkraft über die Wasserdampfbewegung im Boden gelenkt. Der Einfluß des Wassers ist aber immer im Zusammenhang mit dem Einfluß der Wärme zu beurteilen. Das ergibt sich bereits daraus, daß bei gleichem Niederschlag kühlere Gebiete wegen der geringeren Verdunstung feuchtere Böden aufweisen als wärmere.

In den warmen Tieflagen verteilt sich die Wurzelmasse auf feuchten Standorten mit weit heraufreichendem Grundwassereinfluß ziemlich gleichmäßig in den oberen Bodenschichten (*Acorus calamus, Alisma plantago-aquatica, Calla palustris, Iris pseudacorus, Peucedanum palustre, Sparganium erectum, Thypha latifolia* u.a.). Größere Tiefen werden bei Grundwassereinfluß nur auf mineralstoffreichen Böden erreicht, die in den oberen Bodenschichten zeit-



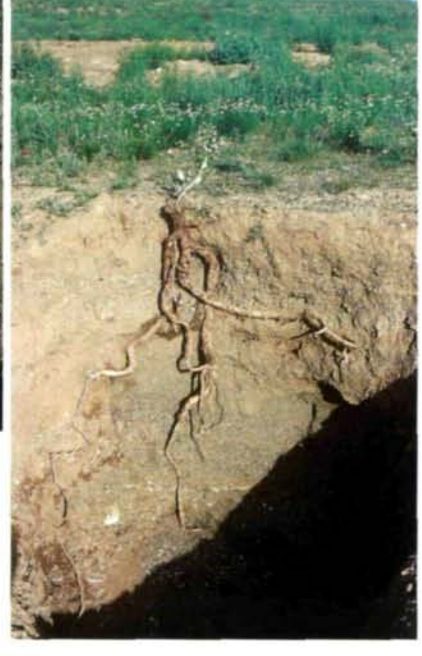


Abb. 188: Veränderung des Sproß-Wurzelverhältnisses mit zunehmender Trockenheit. **Links:** Dickblatt-Wolfsmilch *Euphorbia paralias* auf grundfeuchtem Sandstrand an der Nördlichen Adria, Jahresniederschlag ca. 900 m. **Rechts:** Mongolische Wolfsmilch *Euphorbia mongolica* auf zeitweise grundfeuchtem Rohboden am Rand einer Seira, Niederschlag nur in großen Zeitabständen, fiktiver Jahresdurchschnitt ca. 100 mm. Fotos: Lichtenegger

weise stauwasserfrei sind (*Carex acutiformis, C. gracilis*). Auf warmen, frischen, d. h. meist ausreichend gut durchfeuchteten, stauwasserfreien Böden kann bei Gräsern zumindest ein Teil der Wurzeln in größere Tiefen vordringen (*Festuca pratensis, F. arundinacea, Dactylis glomerata, Arrhenatherum elatius* u.a.). Der größte Teil der Wurzelmasse bleibt aber in den humiden Gebieten auf die mittleren und vor allem auf die oberen Bodenschichten beschränkt. Kräuter mit vorwüchsiger Polwurzel erreichen Tiefen bis über 2 m (*Carum carvi, Pastinaca sativa, Knautia arvensis, Heracleum sphondylium, Taraxacum officinale, Rumex crispus, R. obtusifolius, Pimpinella major, Cirsium arvense, C. vulgare* u.a.). Auf warmen, halbtrockenen bzw. sommertrockenen, leichteren Böden verteilt sich die Wurzelmasse der Gräser etwas gleichmäßiger bis in mittlere Bodentiefen. Dadurch können die Gräser mit ihrer großen Wurzeloberfläche das rascher absickernde Niederschlagswasser ergiebiger nutzen. Beispiele dafür sind u.a. *Bromus erectus, Festuca rupicola* und *Avena pratensis*. Vorwüchsige Polwurzeln von Kräutern können über 3 m tief eindringen (*Pimpinella saxifraga, Centaurea scabiosa, Carlina acaulis, Medicago falcata, Peucedanum cervaria, P. oreoselinum*).

Auf warmen, trockenen Standorten verteilt sich die Wurzelmasse der Gräser noch gleichmäßiger bis in größere Bodentiefen (*Chrysopogon gryllus, Bothriochloa ischaemum, Cynodon dactylon, Stipa capillata*). Das ist besonders auf tiefgründigen Schwarzerden der Fall. Kräuter mit vorwüchsiger Polwurzel können, wenn keine stärkeren Verkrustungen infolge Kalkausscheidungen vorhanden sind, auf Feinsedimentböden (Lößböden) über 5 m tief wurzeln (*Eryngium campestre, Kochia prostrata, Taraxacum serotinum*). Auf Böden mit stärkeren Kalkkrusten enden die Graswurzeln und selbst deutlich vorwüchsige Polwurzeln unter starker Verzweigung in den Kalkhorizonten (*Anchusa officinalis, Bupleurum falcatum, Jurinea mollis, Koeleria macrantha, Scabiosa canescens, Stipa joannis*).

In den Wüsten der gemäßigten Zone bleibt die Wurzelmasse der Gräser vorwiegend auf die oberen Bodenschichten beschränkt. Dadurch kann nach einem Regen das Wasser rasch aufgenommen werden, bevor es verdunstet oder absickert (*Stipa glareosa, St. krylobii, Stipagrostis obtusa*). Nur in Senken mit weiter heraufreichendem Grundwasser dringen die Graswurzeln auch tief ein (*Achnatherum splendens*). Kräuter mit vorwüchsiger Polwurzel erreichen große Tiefen von über 10 m nur dann, wenn sie bis in grundfeuchte Schichten vordringen können wie *Krascheninnikovia ceratoides* (BAITULIN, 1979). Sonst werden Tiefen von über 2 m selten überschritten. In subtropischen Wüsten wie in der Namib gibt es erreichbare, ergiebigere Grundfeuchte nur in Tälern mit periodisch auftretenden Flüssen (KUTSCHERA, et al., 1997). In diesen können Wurzeltiefen von über 4 m erreicht werden (*Acanthosycius horridus*). Außerhalb der Flußtäler erfolgt eine mitteltiefe Durchfeuchtung der Böden nur in Senken. In diesen dringen die Wurzeln kaum tiefer als 1-2 m ein (*Arthraerua leubnitziae, Tetragonia reduplicata, Cygophyllum clavatum, C. stapfii*). Im ebenen Gelände oder an Hängen, von denen das Wasser oberflächlich abfließt, breiten sich die Wurzeln meist nur in den obersten Bodenschichten in weitem Umkreis seitwärts aus (*Euphorbia virrosa, E. damarana, Commiphora saxicola*).

Nähere Einzelheiten über den Einfluß der Bodenfeuchte auf das Wurzelwachstum und die räumliche Verteilung der Wurzeln im Boden ergeben sich aus dem folgenden Abschnitt. Dieser Einfluß soll unter annähernd gleichen Wärmebedingungen betrachtet werden. Deshalb wird er für die einzelnen Großklimaräume gesondert dargestellt.

5.2.1. Einfluß der Bodenfeuchte auf die Bewurzelung der Pflanzen in humiden Gebieten Mitteleuropas

5.2.1.1. Bewurzelung von Pflanzen nasser Lebensräume

Nasse Lebensräume sind Süßwasserflächen mit Wasserpflanzen-Gesellschaften und subhydrischen Böden (Unterwasserböden), Röhrichte und Großseggensümpfe, Flach- und Zwischenmoore mit Torfböden oder Torfanmoorböden. In diesen Lebensräumen sind die älteren Pflanzen meist nur sproßbürtig bewurzelt. Die Polwurzel verkümmert oder stirbt frühzeitig ab.

5.2.1.1.1. Bewurzelung von Wasserpflanzen

Die Bewurzelung von Wasserpflanzen kann im Wasser oder in Unterwasserböden erfolgen. Es erscheint daher zweckmäßig, schwimmende und angewurzelte Wasserpflanzen zu unterscheiden.

5.2.1.1.1.1. Bewurzelung schwimmender Wasserpflanzen

Die schwimmenden Wasserpflanzen können sich trotz mehr oder weniger starker Bewurzelung frei im Wasser bewegen. Kennzeichnend für sie ist, daß sie meist keine stärker verdickten Grundachsen bilden, die zu erhöhter Stoffspeicherung befähigt sind.

Der **Froschbiß** *Hydrocharis morsus-ranae* (Abb. 189) wächst häufig zusammen mit Wasserlinsen in seichten, stehenden oder sehr langsam flutenden, nährstoffreichen, aber meist kalk-

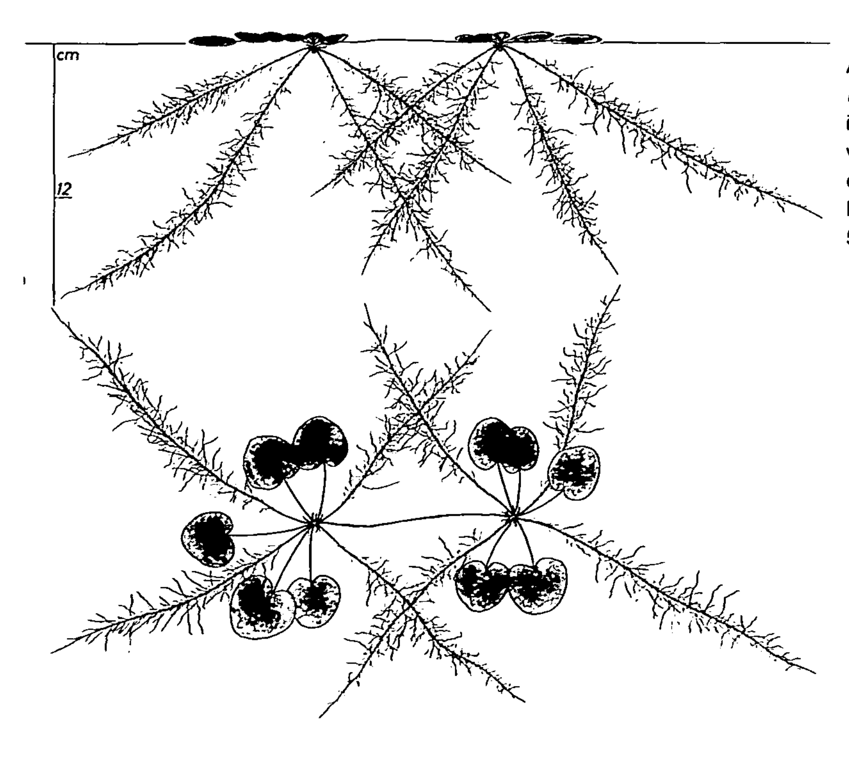


Abb. 189: Froschbiß *Hydrocharis morsus-ranae,* in offenem Wasser, knapp vor dem Ufer des eutrophen, kalkarmen Keutschacher Teiches, 535 m NN, Kärnten.

armen, warmen Gewässern an Ufern von Seen, Teichen oder in Altwasserarmen von Flüssen. Er gilt als Kennart des Hydrocharitetum morsus-ranae (Lemnion). Aus dem aufrechten, ca. 1 cm hohen Stamm, der von häutigen, paarig verwachsenen Nebenblättern umgeben ist, gehen Sproßwurzeln und nicht bewurzelte, oft meterlange, ca. 2 mm dicke Ausläufer hervor, die in kleineren oder größeren Abständen sympodial, d.h. aus Seitenachsen, neue Blattrosetten hervorbringen. Auf diese Weise können Blattrosetten in großem Verbund zusammenhängen. Die Sproßwurzeln breiten sich im Wasser in Form kegelförmiger Schleier aus. Dies geschieht dadurch, daß sie sich, weiter von ihrer Basis entfernt, in viele glasig-weiße, hauchdünne, gestreckt verlaufende Seitenwurzeln verzweigen. Wenn sie aus dem Wasser gezogen werden, fallen sie zu dünnen Fäden zusammen und trocknen rasch aus. Den Winter überleben offensichtlich nur die Sproßbasen der Blattrosetten, indem sie in warme Wassertiefen abtauchen. Nach Erwärmen des Wassers steigen sie wieder auf und bilden aus ihren Reservestoffen neuerlich Sproßtriebe und Wurzeln. Fehlt diese Möglichkeit oder reicht die Erwärmung nicht aus, wie in stärker kontinentalen Gebieten, kann die Pflanze nicht überdauern.

Die **Krebsschere** *Stratiotes aloides* (Abb. 190) wächst untergetaucht und schwebend bis ca. 2.5 m tief in warmen, schlammigen Gewässern an Ufern von Seen, Tümpeln und Altwasserarmen. In Österreich kommt sie nur sehr selten entlang der Donau und March vor. Im Naturreservat Miassowo im Südural wächst sie massenhaft in schlammigen Buchten von Seen. Die vielen weißen, unter Wasser flach ausgebreiteten Blüten hinterlassen einen unvergeßlichen Eindruck. Die scharf gesägten Blätter und die schnurförmigen, unverzweigten, im Wasser freischwebenden Wurzeln entspringen an dem aufrechten, bis ca. 5 cm hohen und ca. 3 cm dicken Rhizom. Sie erreichen eine Länge von über 1 m und einen Durchmesser von ca. 2 mm. Die Sproßwurzeln sind über lange Strecken grün und daher zur Assimilation befähigt. Endwärts sind sie hinter der lang ausgezogenen Wurzelspitze über eine Länge von 3-6 cm dicht mit Wurzelhaaren besetzt. Die Wurzeln dringen nicht in den schlammigen Untergrund ein. Dies auch dann nicht, wenn die Pflanze in sehr seichtem Wasser in Ufernähe wächst und teilweise aus dem Wasser herausragt.

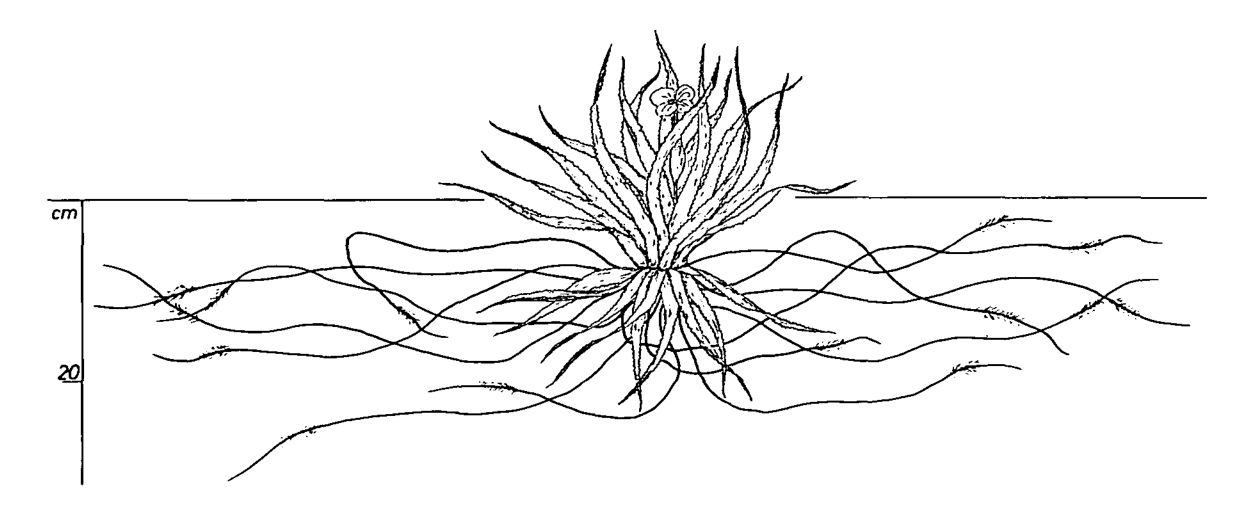


Abb. 190: Krebsschere *Stratiotes aloides*, schlammige Seebucht, Naturreservat Miassowo (Südural), ca. 300m. Vorwiegende begleitende Wasserpflanzen: *Ranunculus circinatus*, *Nymphaea alba*.

Der **Spreizende Hahnenfuß** *Ranunculus circinatus* (Abb. 191) kann zur Gänze im schlammigen Wasser fluten und eine Wassertiefe bis über 4 m erreichen (OBERDORFER, 1994). In seichten Gewässern wurzelt er auch im Schlamm. Er bevorzugt eutrophes, kalkreiches, warmes Gewässer. Er erträgt aber kühlere Wassertemperaturen als der Froschbiß oder die Krebsschere. Deshalb kann er auch in der montanen Stufe vorkommen. Am häufigsten ist er in Seerosen- und in Laichkraut-Ges. zu finden (Nymphaeion-Art). In der Landform wächst er auch in Zwergbinsen-Ges. (Nanocyperion). Die Pflanze bildet lange, dünne Sprosse, durch deren senkrechten Wuchs sie aus großen Tiefen an die Wasseroberfläche gelangen kann. Wenn der Sproß den schlammigen Grund des Wassers erreicht, biegt er seitwärts um. An dem seitwärts verlaufenden Sproß unterbleibt die Bildung von Laubtrieben. An den aufwärts wachsenden Sproßtrieben entspringt an der Basis der Laubtriebe meist nur eine lange, im Wasser verlaufende, bis über 2 mm dicke Sproßwurzel. Ihre Verzweigung in lange, sehr dünne Seitenwurzeln nimmt mit der Wassertiefe bzw. mit Zunahme des Schlammgehaltes im Wasser zu. An den Knoten des seitwärts verlaufenden Sproßteiles treten die Wurzeln büschelartig gehäuft auf. Ihre Verzweigung in lange, dünne Seitenwurzeln ist wesentlich größer als bei den Wurzeln der aufwärts wachsenden Sproßtriebe.

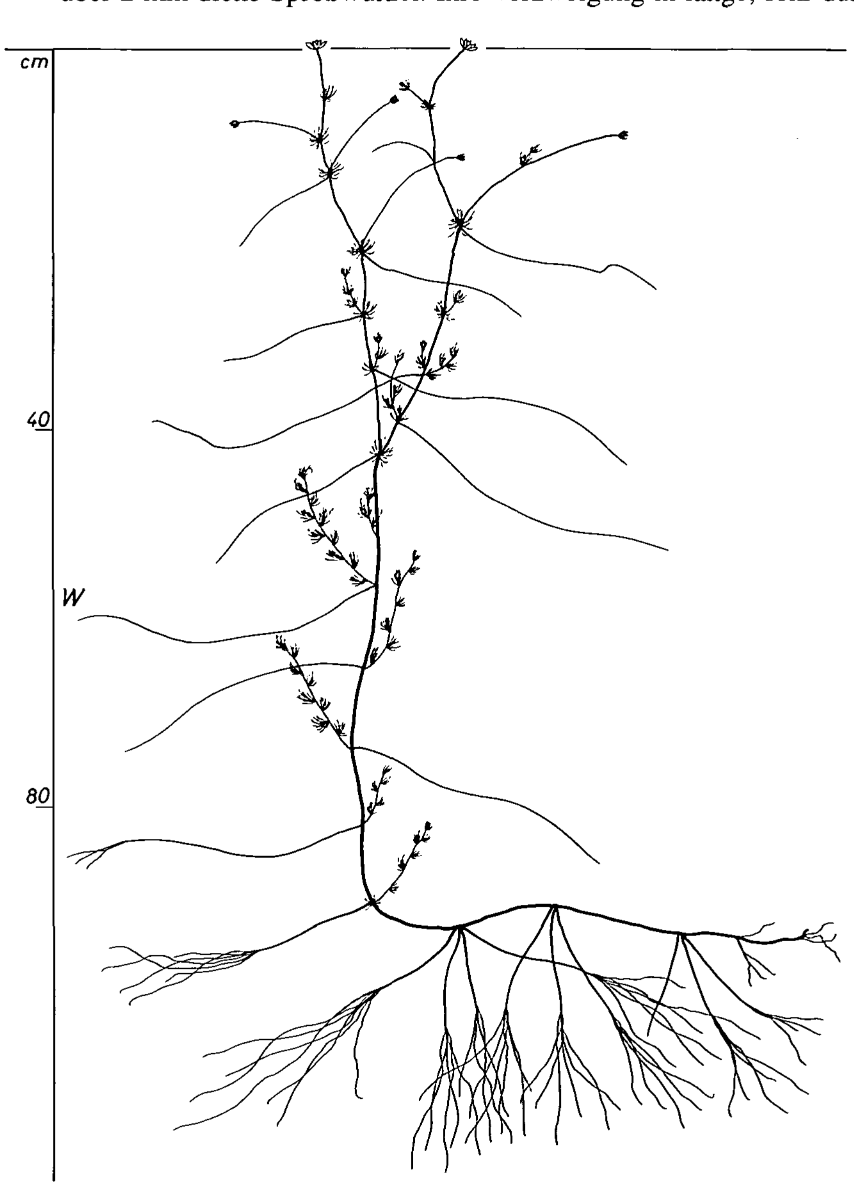


Abb. 191: Spreizender Hahnenfuß *Ranunculus circinatus*, im Seichtwasser einer schlammigen Seebucht, Naturreservat Miassowo (Südural), ca. 300 m. Im schlammigen Seegrund verläuft der Sproß seitwärts und bewurzelt sich auffallend stärker.

5.2.1.1.1.2. Bewurzelung angewurzelter Wasserpflanzen

Im Gegensatz zu den schwimmenden Wasserpflanzen sind die angewurzelten Wasserpflanzen am Grunde von Gewässern mit ihren Wurzeln ± fest verankert. Ihre Ortsgebundenheit bewirkt eine besondere Anpassung an bestimmte Standortsbedingungen und eine stärkere Stoffspeicherung in den Rhizomen und Ausläufern. Zum Unterschied von den Verlandungspflanzen an Ufern wurzeln sie nicht im Torf, sondern in meist schlammigen Unterwassersedimenten. Sie sind in der Regel nicht so stark bewurzelt wie die im Torf wurzelnden Verlandungspflanzen.

Die **Gelbe Teichrose** *Nuphar lutea* (Abb. 192) wächst in stehenden oder träg fließenden, nährstoffreichen Gewässern über schlammigem Grund. Sie kann bis 6 m tief unter Wasser wurzeln. Die optimale Tiefe der Bewurzelung beträgt nach OBERDORFER (1994) 0,8-2 m. Die Pflanze gilt als Kennart des Myriophyllo-Nupharetum (Nymphaeion). Sie bildet auffallend dicke, gelbliche, fleischige, spärlich verzweigte Rhizome von dorsiventralem Querschnitt, die übersät sind von bräunlichen Blattnarben. Die Sproßwurzeln entstehen unterhalb der Blattanlagen und treten an der Unterseite der Rhizome hervor. An den Basen der Blattrosetten treten sie meist gehäuft auf. Sie erreichen eine Länge bis über 1 m und einen Durchmesser bis 5 mm. Ihre Verzweigung in dünne Seitenwurzeln ist gering.

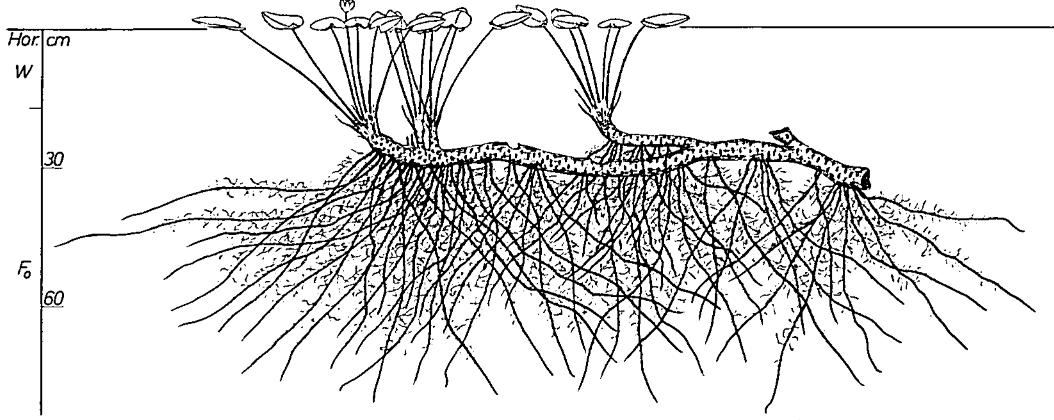


Abb. 192: Gelbe Teichrose *Nuphar lutea*, in geringer Wassertiefe auf schlammigem Grund, Entwässerungskanal des Keutschacher Moores, ca. 490 m NN.

Die **Weiße Seerose** *Nymphaea alba* (Abb. 193) wurzelt in mäßig nährstoffreichen Gewässern meist weniger tief unter Wasser als die Gelbe Teichrose. OBERDORFER (1994) gibt eine Bewurzelungstiefe bis ca. 3 m an. Die Schwimmblatt-Gesellschaft, die sie bildet, wird nach ihr Nymphaetum albae benannt. Sie gilt auch als Kennart des Nympheion. Sie bildet viel längere, aber nicht so dicke, fleischige, spärlich verzweigte Rhizome mit radiärem Querschnitt. Diese sind bis über 2 m lang und und meist rotbraun. Die älteren Rhizomteile sind dicht mit noppenartig erhöhten Resten abgestorbener Blattstiele bedeckt. An der Basis der Blattstiele und der Blattstielreste entspringen die bis 12 mm dicken, weißen bis gelblichweißen, nur schwach feinverzweigten Sproßwurzeln. Sie liegen meist flach am Seegrund und erreichen Längen bis über 1 m. Neben den dicken Wurzeln entstehen, meist zu Büscheln gehäuft, dünne, faserig verzweigte, schwarzbraune Wurzeln.

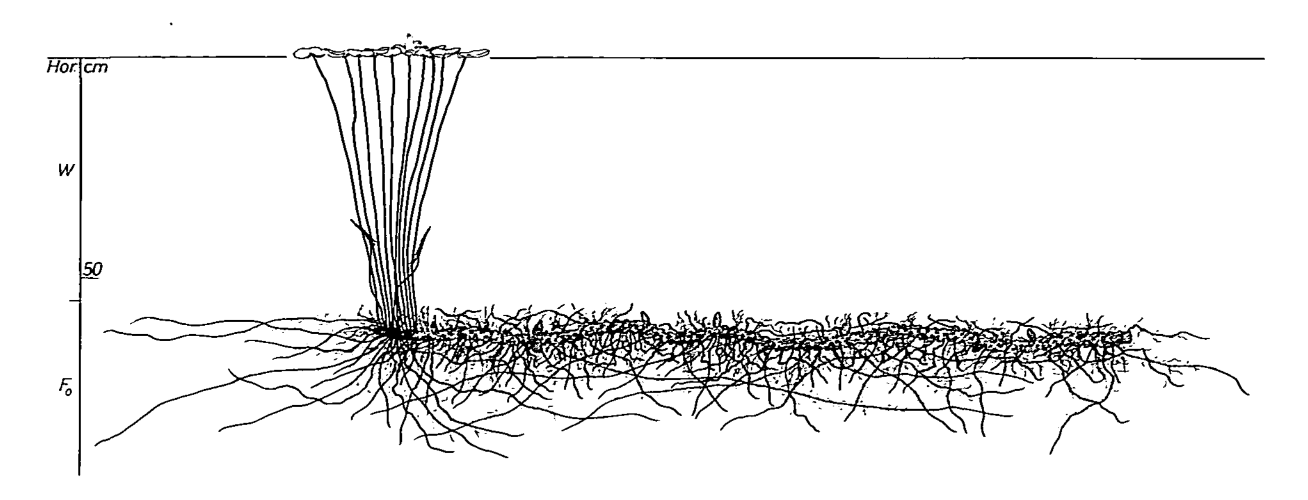


Abb. 193: Weiße Seerose *Nymphaea alba,* auf sandig-kiesigem, schlammigem Grund einer windstillen Bucht am Wörthersee, ca. 450 m NN.

Das **Schwimmende Laichkraut** *Potamogeton natans* (Abb. 194) wächst häufig zusammen mit der Seerose in mäßig tiefen, mesotrophen, stehenden oder langsam fließenden Gewässern mit schlammigem Untergrund. Es gilt daher als Verbandskennart des Nymphaeion. Seine mehrere Meter langen, an den Knoten kaum eingeschnürten Ausläufer durchziehen den schlammigen Unterwasserboden. Aus ihren Knospen entspringen Sproßtriebe, die bis zur Wasseroberfläche emporwachsen. Im Wasser entwickeln sie nur binsenartige Blätter. Erst nahe der Wasseroberfläche entstehen in rosettiger Anordnung die Blattstiele der breiten Schwimmblätter, die an der Wasseroberfläche liegen und den Blütenstand über Wasser halten. An den Knoten der Ausläufer und vor allem an der Basis der aufwärts wachsenden Sproßtriebe entspringen in büschelartiger Anordnung dünne, wenig verzweigte Sproßwurzeln. Auch die unteren Abschnitte der aufwärts wachsenden Triebe sind bewurzelt. Im Vergleich zur Sproßmasse ist die Wurzelmasse sehr gering.

Das **Glänzende Laichkraut** *Potamogeton lucens* (Abb. 195) wächst in stehenden oder langsam fließenden, nährstoffreichen Gewässern mit schlammigen Böden. Die Pflanze gilt als namengebende Kennart des Potamogetonetum lucentis. Sie kommt aber auch in Nymphaeion-Ges. vor. Bis in große Tiefen bildet sie ein Geflecht von weißen bis weißgelben, 5-10 mm dicken Ausläufern, das kaum entwirrbar ist. Dargestellt ist zur besseren Übersicht nur ein Stück davon. Die aufrecht wachsenden Triebe, die an den Knoten der bis ca. 10 mm dicken Ausläufer entspringen, tragen endwärts in rispiger Anordnung ein Blattbüschel, das nicht bis zur Wasseroberfläche emporragt. Die Wurzeln treten an den Knoten der Ausläufer büschelartig gehäuft auf. Sie sind sehr dünn, weißlichgelb und sehr wenig verzweigt.

Das **Durchwachsene Laichkraut** *Potamogeton perfoliatum* (Abb. 196) wächst auf schlammigen Unterwasserböden in basen- und nährstoffreichen, seichten bis tiefen, stehenden oder langsam fließenden Gewässern. Die Pflanze gilt als Kennart der Potamogetonetalia. Sie bildet ebenfalls lange, stark verzweigte, weißliche, aber dünnere Ausläufer als das Glänzende Laichkraut. Ihr Durchmesser erreicht max. 5 mm. Die Wurzeln treten in großer Zahl büschelartig gehäuft an den Knoten der Ausläufer auf. Sie sind ebenfalls dünn und kaum verzweigt. Ihre Farbe ist kupferrot.

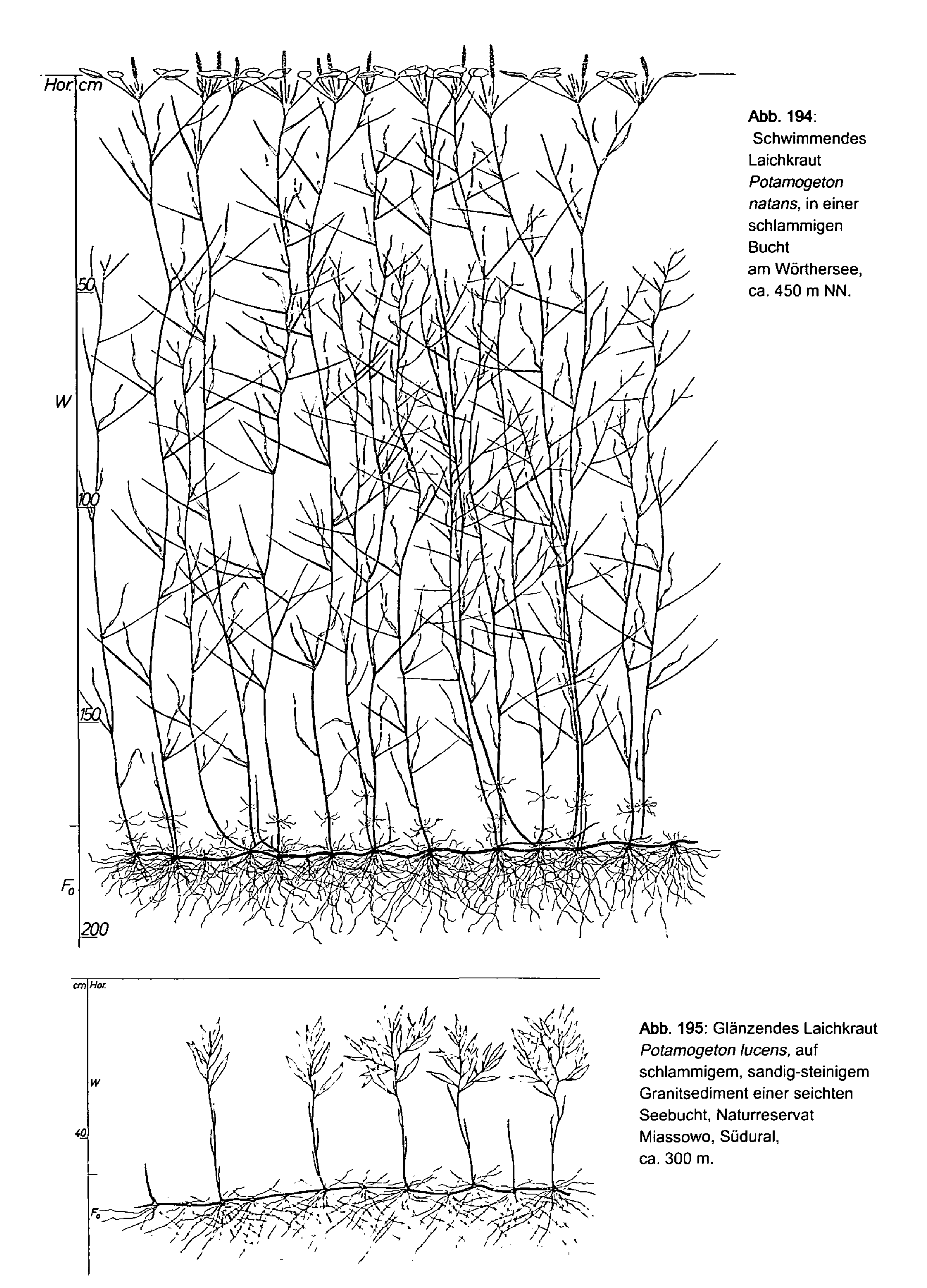


Abb. 194: Schwimmendes Laichkraut *Potamogeton natans*, in einer schlammigen Bucht am Wörthersee, ca. 450 m NN.

Abb. 195: Glänzendes Laichkraut *Potamogeton lucens*, auf schlammigem, sandig-steinigem Granitsediment einer seichten Seebucht, Naturreservat Miassowo, Südural, ca. 300 m.

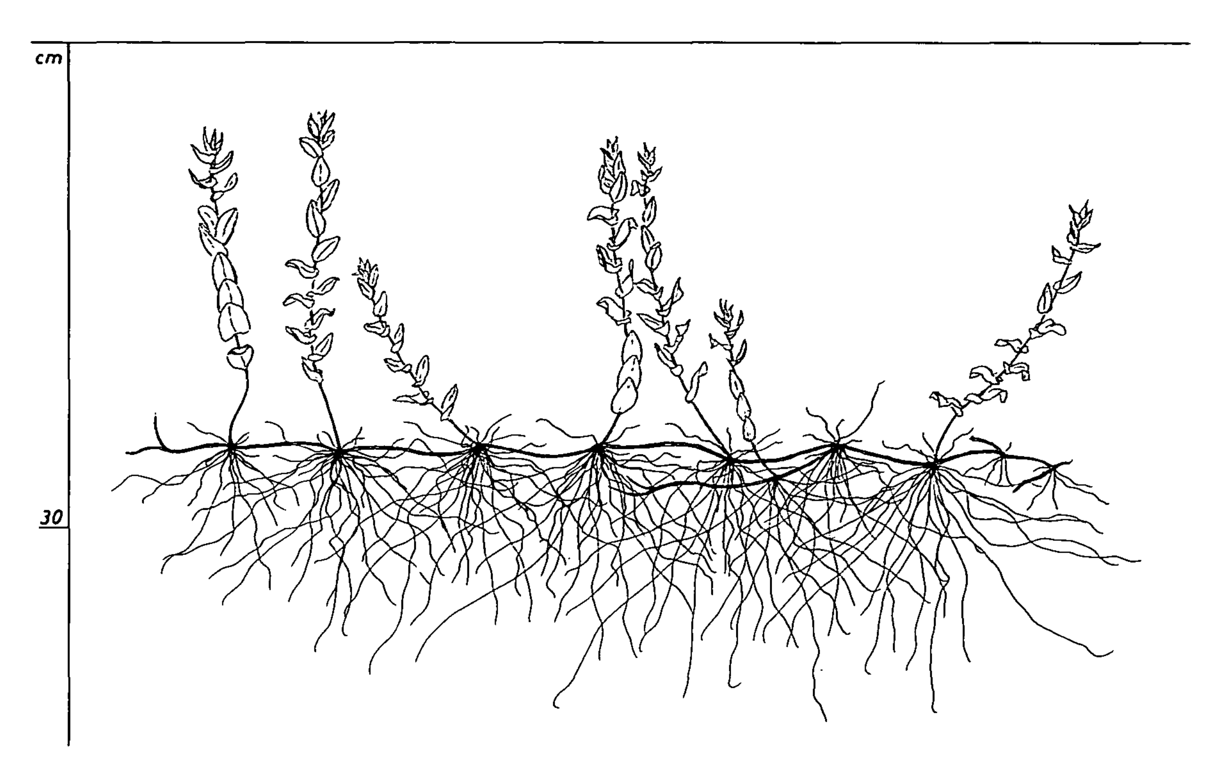


Abb. 196: Durchwachsenes Laichkraut *Potamogeton perfoliatum*, auf schlammigem, sandig-kiesigem Grund einer seichten Seebucht, Naturreservat Miassowo, Südural, ca. 300 m.

Das **Ährige Tausendblatt** *Myriophyllum spicatum* (Abb. 197), das auch in kühlere Lagen vordringt, wächst häufig in Schwimmblatt- und Wasserpflanzengesellschaften stehender oder langsam fließender, nährstoffreicher, meist seichterer Gewässer. Es gilt als Ordnungskennart der Potamogetonetalia. Nach vorliegenden Untersuchungen bildet es zumindest im Seichtwasser keine Ausläufer. Die aufwärts wachsenden Sprosse und die büschelig gehäuften Wurzeln entspringen an einer gestauchten Grundachse. Die Wurzeln sind mäßig lang, bis 1 mm dick, sehr wenig feinverzweigt und hell- bis schwarzbraun.

Der **Tannenwedel** *Hippuris vulgaris* (Abb. 198) wächst in der Wasserform in Potamogetonetalia- und in Phragmition-Ges. seichter oder tiefer, nährstoffreicher, kalkhaltiger, stehender oder langsam fließender Gewässer. Im Raum von Irdning bildet er in einem Altarm der Enns dichte Bestände, wenn der pH-Wert des einströmenden Wassers von einem Entwässerungskanal von pH 7,75 auf pH 6,95 abfällt. In den schlammigen Unterwasserböden entstehen sehr lange, aber kurzgliedrige Ausläufer, die entlang der jüngeren Abschnitte stärker verzweigt sind und insgesamt ein wickelartiges Sympodium bilden. Die aufwärts wachsenden Triebe und die büschelartig angeordneten, mäßig langen, sehr wenig feinverzweigten, weißen bis gelblichweißen Wurzeln entspringen an den Knoten der Ausläufer.

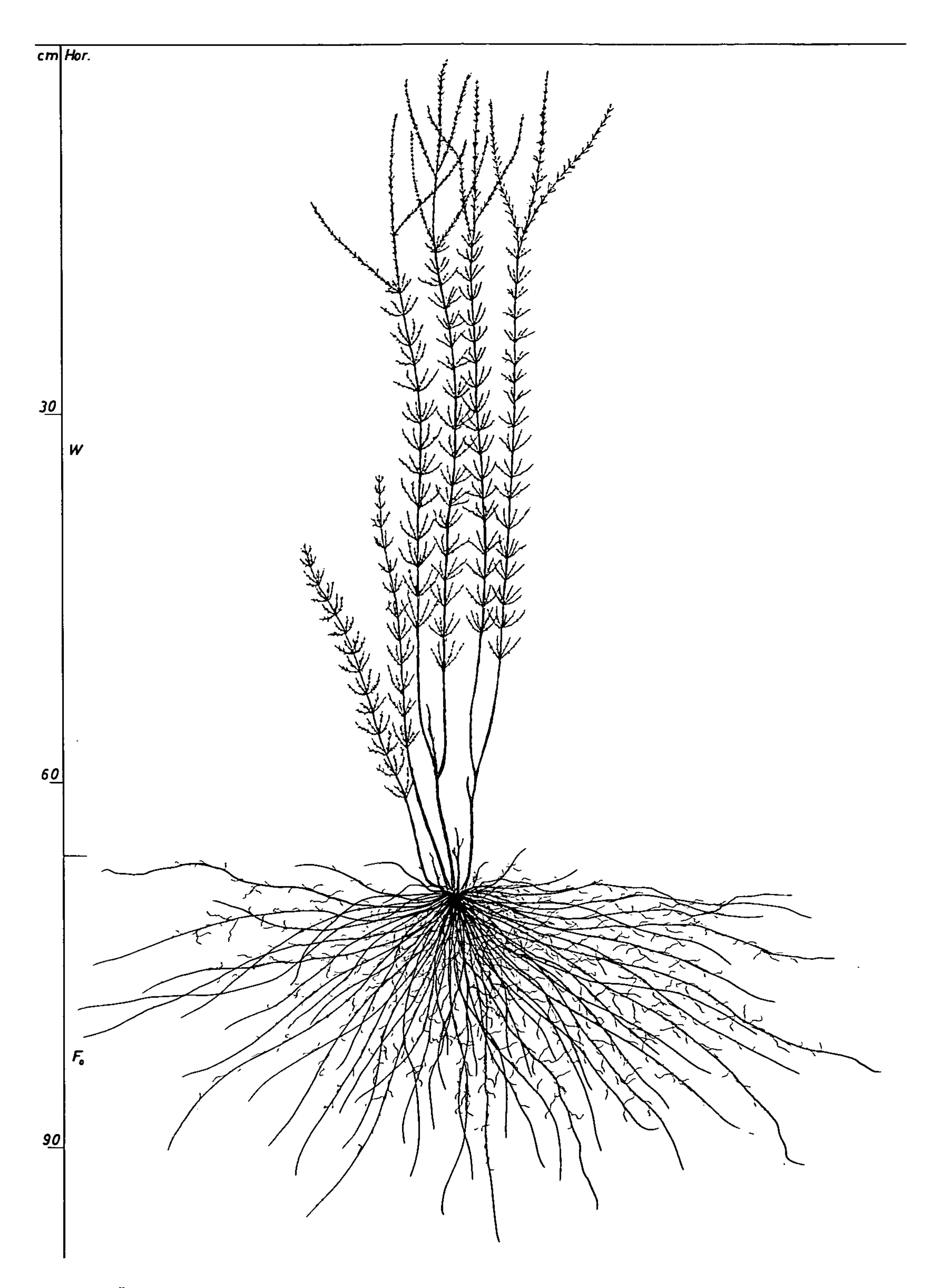


Abb. 197: Ähriges Tausendblatt Myriophyllum spicatum, auf sehr seichtem, schlammigem, steinigem Seeufer, Naturreservat Miassowo, Südural, ca. 300 m.

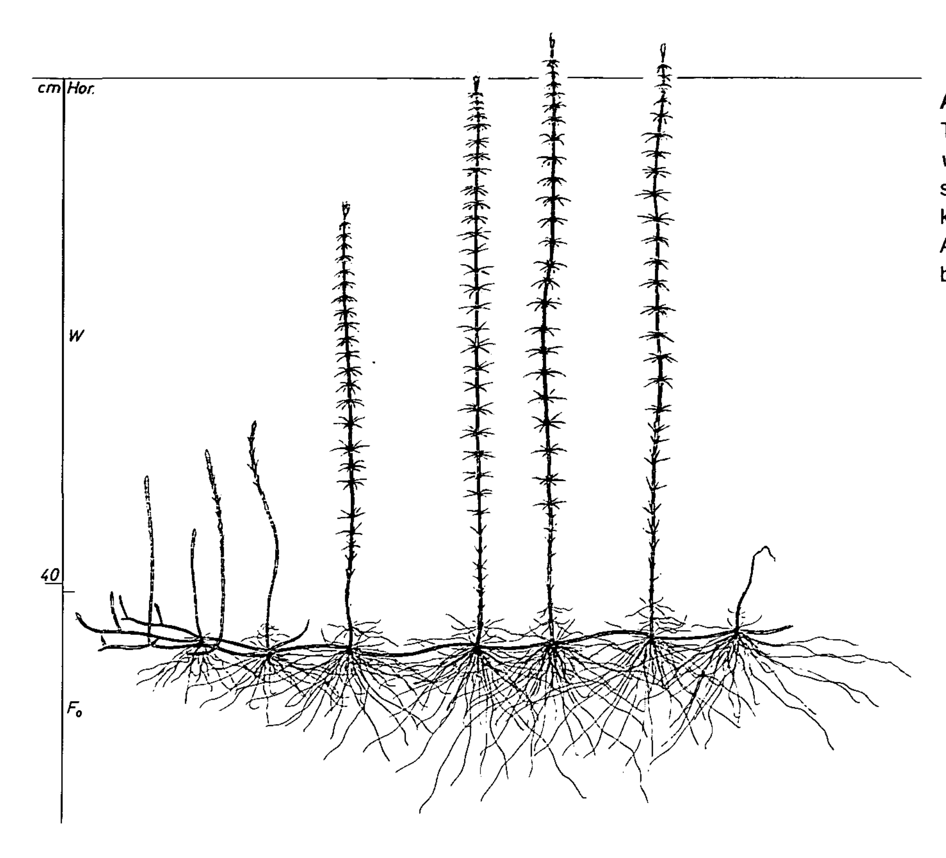


Abb. 198: Tannenwedel *Hippuris vulgaris,* auf schlammigem, sandig-kiesigem Grund eines Altarmes der Enns, bei Irdning, 636 m NN.

5.2.1.1.2. Bewurzelung von Verlandungspflanzen

Die Verlandung wird bereits von den im Wasser wachsenden Pflanzen eingeleitet. Als Verlandungspflanzen im engeren Sinne werden Arten bezeichnet, die in Ufernähe wachsen und deren Sproßtriebe ± weit aus dem Wasser herausragen. Den Übergang von den Wasserpflanzen zu den Landpflanzen vollziehen Arten, deren Sprosse noch tiefer im Wasser stehen und die in schlammigen Unterwasserböden wurzeln. Sie bilden nur aufgelockerte, rel. wenig ertragreiche Bestände und sind daher nicht torfbildend. Die im Uferbereich bereits geschlossene Bestände bildenden Verlandungspflanzen bauen Torfböden auf und wurzeln auch zum Teil in diesen. Es ist daher zweckmäßig, beide Artengruppen gesondert zu betrachten.

5.2.1.1.2.1. In Unterwasserböden wurzelnde, nicht torfbildende Verlandungspflanzen

Diese Pflanzen bilden in der Regel noch im offenen Wasser oder in Rinnsalen schüttere oder wenig geschlossene Bestände.

Die **Teichbinse** *Schoenoplectus lacustris* (Abb. 199) wurzelt bis 6 m tief unter Wasser (OBERDORFER, 1994) in nährstoffreichen, sandig-kiesigen Schlammböden. Sie gilt als Kennart des Scirpetum lacustris. Am Grunde der Gewässer bildet sie lange, bis 25 mm dicke, gelb- rotbraune Rhizome mit schwarzen Niederblättern, deren Hauptachse plagiotrop fortwächst. Die

Seitenachsen können zu orthotrop verlaufenden Blatt- und Blütentrieben auswachsen. Die Bewurzelung der Grundachsen ist ziemlich regelmäßig und relativ spärlich. Die jungen Wurzeln sind weißgelb, unverzweigt, bis ca. 1,4 mm dick und fleischig. Die alten Wurzeln sind gelb- bis rotbraun, mäßig feinverzweigt, bis ca. 1,1 mm dick und zäh. Die basalen Blattscheiden sind schwarzbraun.

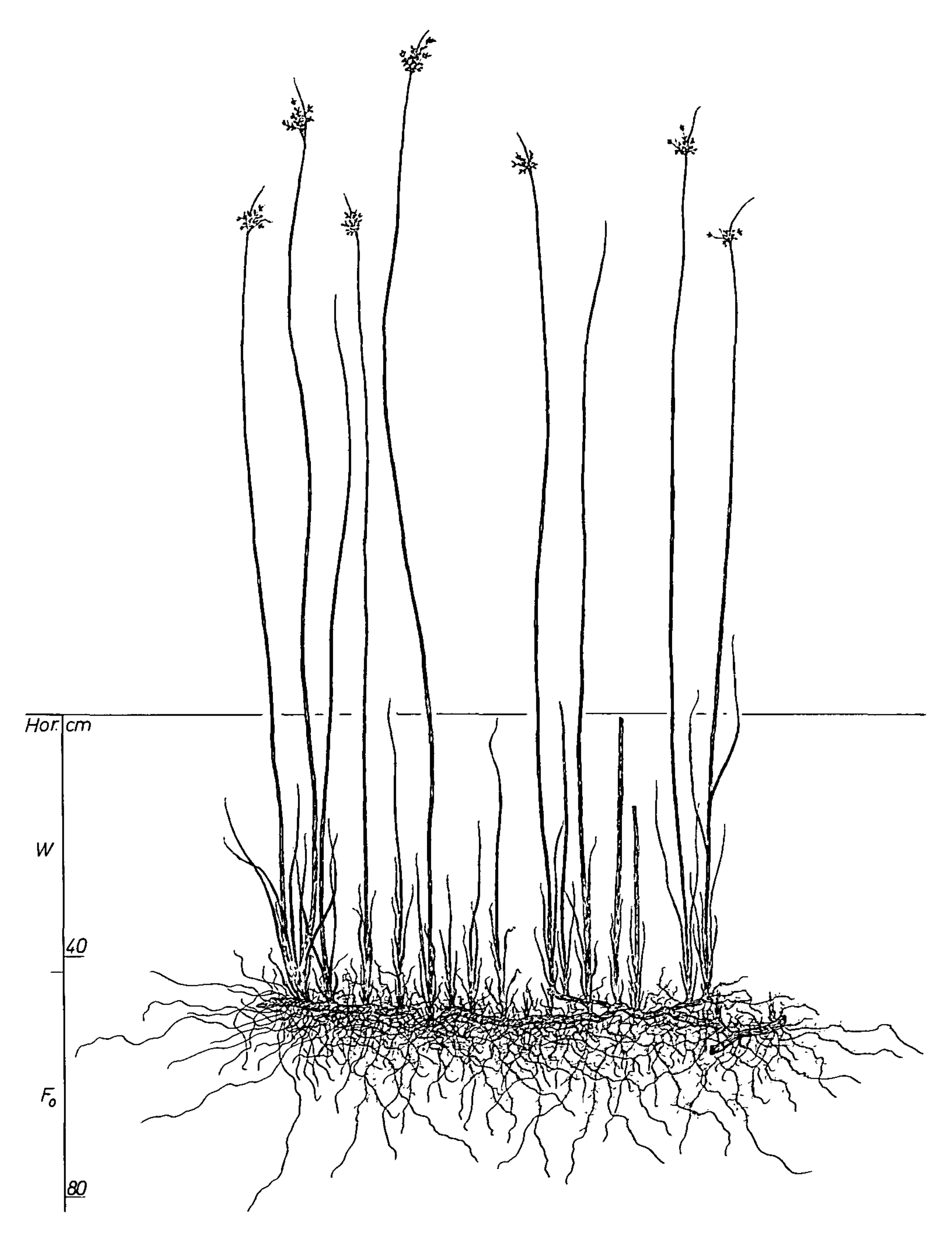


Abb. 199: Teichbinse *Schoenoplectus lacustris*, auf sandigem Schlamm am Ufer eines Teiches, Keutschach, Kärnten, 490 m NN.

Der **Gras-Froschlöffel** *Alisma gramineum* (Abb. 200) wächst vorwiegend in Laichkraut-Gesellschaften stehender oder langsam fließender, basen- und nährstoffreicher Gewässer auf schlammigen, sandig-kiesigen Unterwasserböden. An der Basis aufrecht wachsender Sproßtriebe entspringen Ausläufer, die plagiotrop wachsen und endwärts wieder Laub- und Blütentriebe bilden. Die Bewurzelung erfolgt hauptsächlich an der gestauchten Grundachse der Laub- und Blütentriebe. Die büschelig gehäuft auftretenden Wurzeln sind dünn und wenig feinverzweigt.

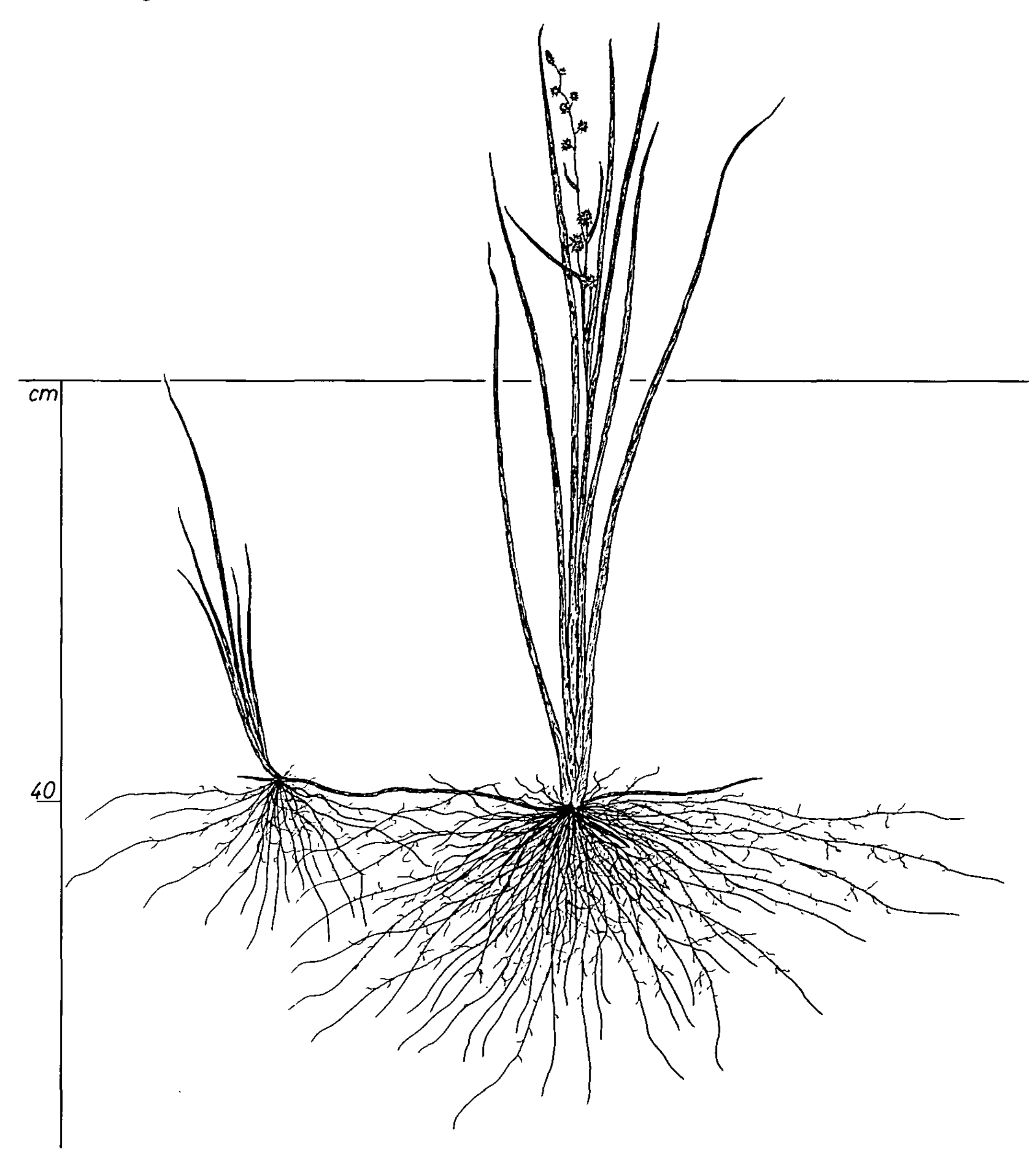


Abb. 200: Gras-Froschlöffel *Alisma gramineum*, auf schlammigem, sandigem Granitsediment in seichter Seebucht, Naturreservat Miassowo, Südural, ca. 300m.

Der **Gewöhnliche Froschlöffel** *Alisma plantago-aquatica* (Abb. 201) wächst an Ufern von Seen, Teichen oder Gräben auf flach überschwemmten oder zumindest durchnäßten, nährstoffreichen, ± sandigen Schlammböden. Länger andauernden höheren Wasserstand oder längeres Trockenfallen erträgt er nicht. Die Art tritt auch im Röhricht und in Großseggen-Gesellschaften auf. Sie gilt daher als Kennart der Phragmitetea. An der gestauchten Sproßachse entspringen die Blätter und in büschelförmiger Anordnung eine große Zahl von Sproßwurzeln. Wenn Ausläufer gebildet werden, sind sie oft knollenförmig verdickt. Die Wurzeln sind weiß bis gelblichweiß, bis ca. 1,2 mm dick und wenig feinverzweigt.

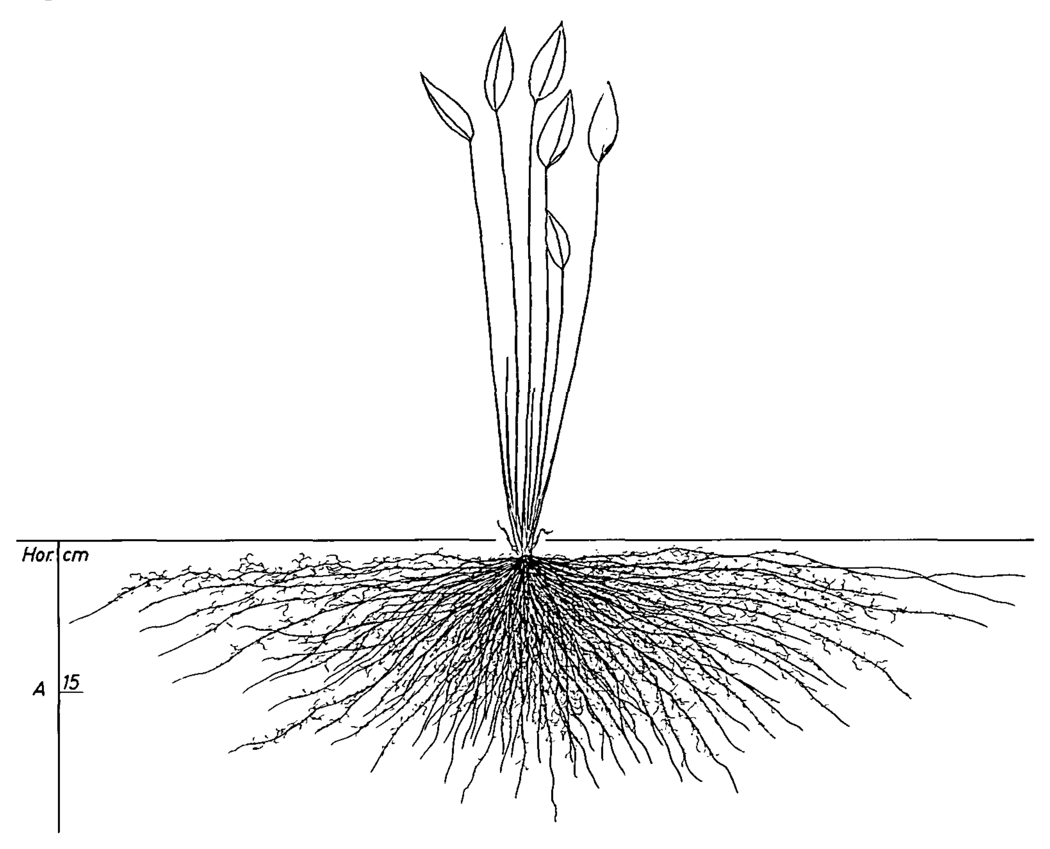


Abb. 201: Gewöhnlicher Froschlöffel *Alisma plantago-aquatica*, in seichtem Entwässerungsgraben auf durchnäßtem, schlammig-anmoorigem Boden, Keutschach, Kärnten, 490 m NN.

Das **Gewöhnliche Pfeilkraut** *Sagittaria sagittifolia* (Abb. 202) wächst auf sandigen, lehmigen oder tonigen Schlammböden. Es erträgt große Schwankungen des Wasserstandes. Am besten gedeiht es in der Sagittaria sagittifolia – Sparganium simplex-Ass. (Phragmition), wenn der Wasserspiegel häufig schwankt und die terrestrische Ökophase nur kurz andauert (HEJNY, 1960: 193). An der gestauchten Grundachse entstehen ca. 4 mm dicke weiße, mit langen Niederblättern besetzte Ausläufer. Sie können in knollenförmig verdickte Kurztriebe auslaufen, deren spitzes Ende mit Niederblättern umhüllt ist. Aus den Kurztrieben gehen wieder bandförmige Wasserblätter und später pfeilförmige Luftblätter hervor. Die zahlreichen weißen bis leicht bräunlichen, fleischigen, bis 2 mm dicken, große Interzellularräume enthaltenden, wenig reißfesten Sproßwurzeln entspringen in Büscheln an der Sproßbasis.

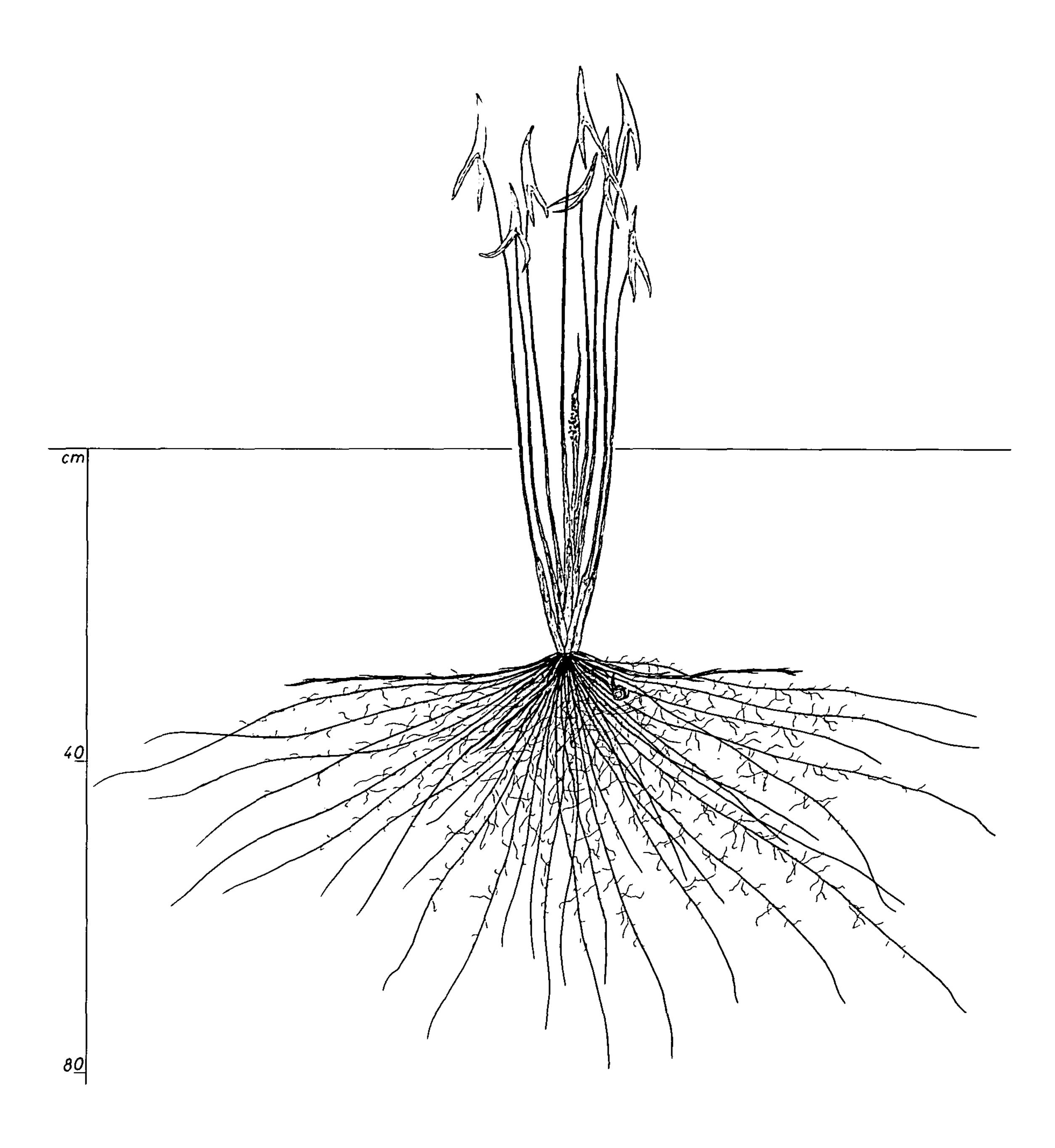


Abb. 202: Gewöhnliches Pfeilkraut *Sagittaria sagittifolia,* Schlammboden in seichter Seebucht, Naturreservat Miassowo, Südural, ca. 300 m.

Die **Schwanenblume** *Butomus umbellatus* (Abb. 203) wächst ebenfalls bei stark wechselndem Wasserstand auf ± sandigen Schlammböden tieferer, wärmerer Lagen. Sie gilt als Kennart des Butometum umbellati (Phragmition). Auf den Reisfeldern des Donaugebietes ist sie ein lästiges Unkraut, das sich vor allem durch Rhizome vermehrt (HEJNY, 1960: 179). Das rel. kurze, bis ca. 10 mm dicke Rhizom trägt an der Unterseite Wurzeln und an der Oberseite in zweizeiliger Anordnung schuppenförmig gestutzte Laubblätter. Aus ihren Achselknospen gehen Blütentriebe und Seitensprosse hervor. Die Seitensprosse brechen leicht ab und bilden neue Rhizome. Das monopodial fortwachsende Rhizom schließt endwärts mit Blattanlagen ab, die im Frühjahr zu gestielten Laubblättern auswachsen können. Die Wurzeln sind weiß bis gelblichweiß, bis ca. 1,5 mm dick und fleischig. Neben diesen dicken Wurzeln gibt es dünne, stärker verzweigte Wurzeln.

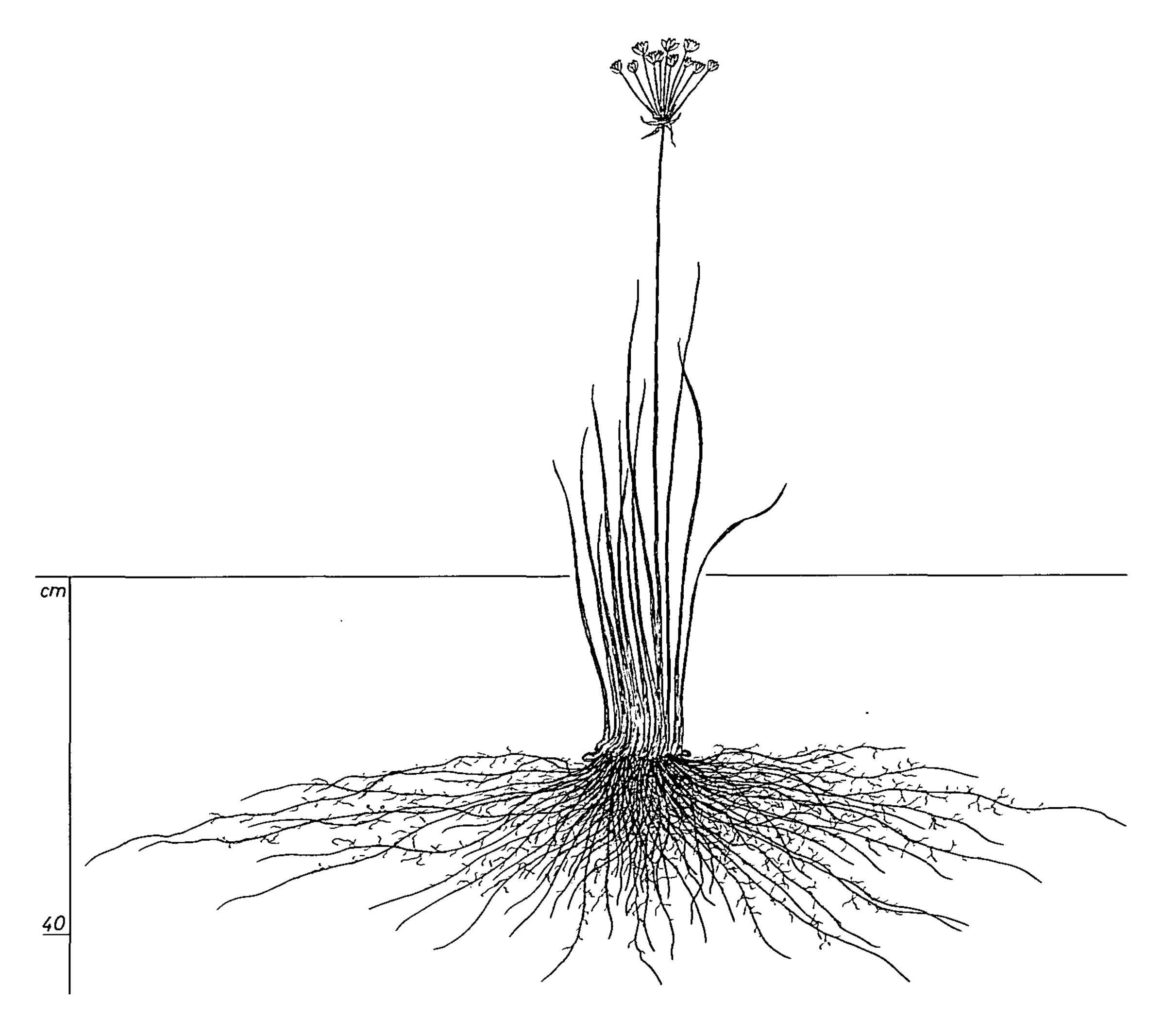


Abb. 203: Schwanenblume *Butomus umbellatus*, auf Schlammboden einer seichten Seebucht, Naturreservat Miassowo, Südural, ca. 300 m.

Der **Zungen-Hahnenfuß** *Ranunculus lingua* (Abb. 204) kommt vereinzelt im Röhricht, in Großseggen-Beständen, in Tümpeln, an Ufern und in Gräben auf kalkarmen, humosen Schlammböden vor. Er erträgt sowohl Wasserüberstauung als auch zeitweise stärkere Abtrocknung des Bodens. Er gilt als Kennart des Phragmition. Seine bis ca. 100 cm langen, flachstreichenden, gegliederten Ausläufer sind wie der aufstrebende Stengel hohl. Die zahlreichen quirlständigen Sproßwurzeln entspringen an den Knoten der Ausläufer und an den unteren, aufstrebenden Stengelgliedern. Ihre seitliche Ausbreitung ist größer als ihr Tiefenstreben. Die Feinverzweigung der Wurzelstränge ist gering.

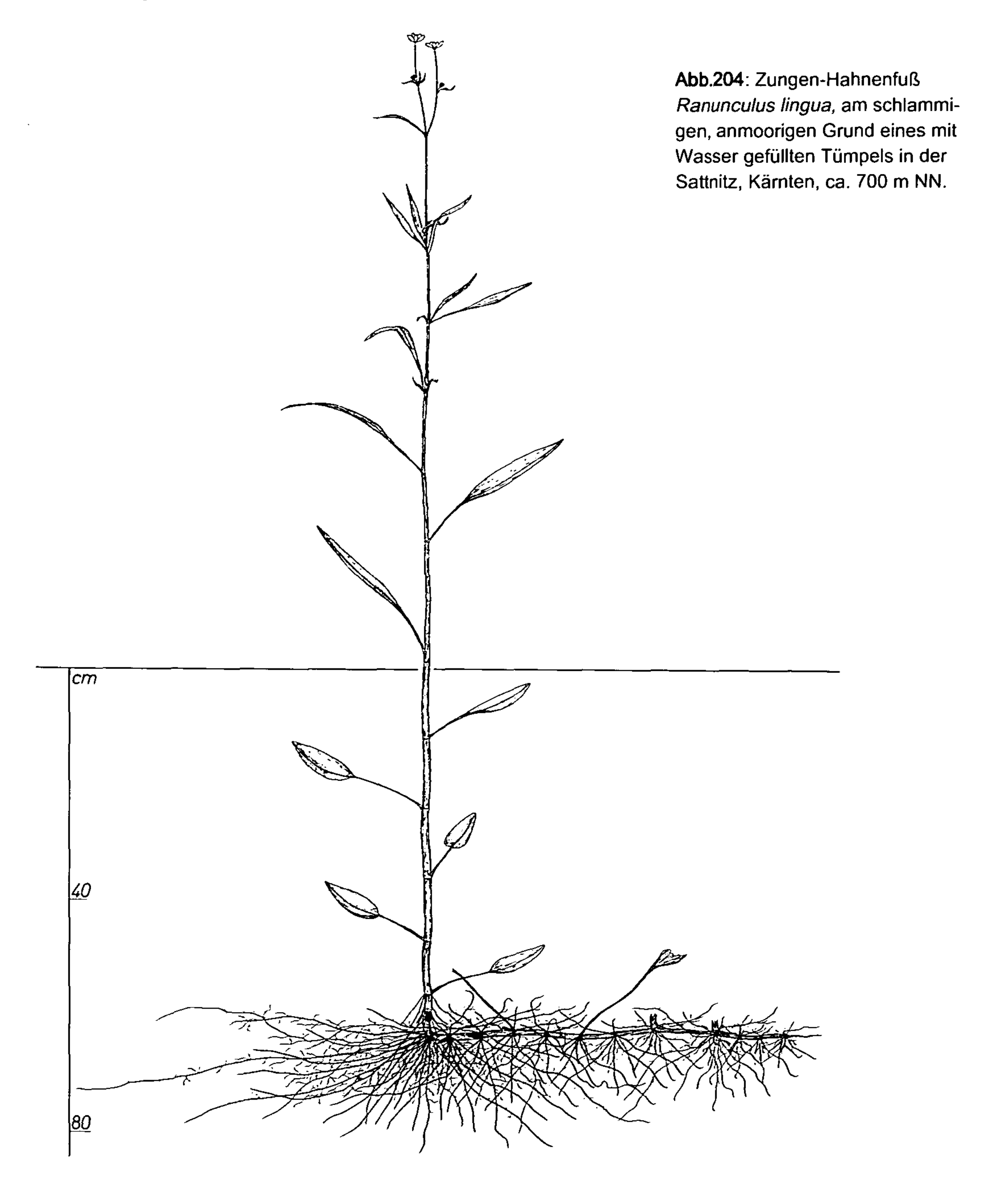


Abb.204: Zungen-Hahnenfuß *Ranunculus lingua,* am schlammigen, anmoorigen Grund eines mit Wasser gefüllten Tümpels in der Sattnitz, Kärnten, ca. 700 m NN.

Der **Flut-Schwaden** *Glyceria fluitans* (Abb. 205), wächst bei wechselndem Wasserstand im Bachröhricht stehender oder langsam fließender, flacher Gewässer, in schlammigen Gräben, an Quellen, in Teichen oder Tümpeln, in Rinnsalen von Flachmooren, in Naßstellen von Wiesen und Weiden auf schlammigen bis anmoorigen, mäßig sauren, mesotrophen sandigen bis tonigen Sedimenten. Hohe und lange anhaltende Überstauung erträgt er ebensowenig wie länger anhaltendes Trockenfallen der Böden. Die Pflanze bildet häufig lockere Horste, von denen kriechende Ausläufer ausgehen. An ihren Knoten bilden sich knieförmig aufsteigende Halme, die im Wasser grün sind, und in büschelförmiger Anordnung zahlreiche Sproßwurzeln. Diese treten besonders zahlreich an den horstförmig verdichteten Basen der Ausläufer auf. Die Wurzeln sind sehr dünn, gelblichweiß, wenig feinverzweigt und radiär ausgebreitet. Im Vergleich zur Sproßmasse ist die Wurzelmasse sehr gering.

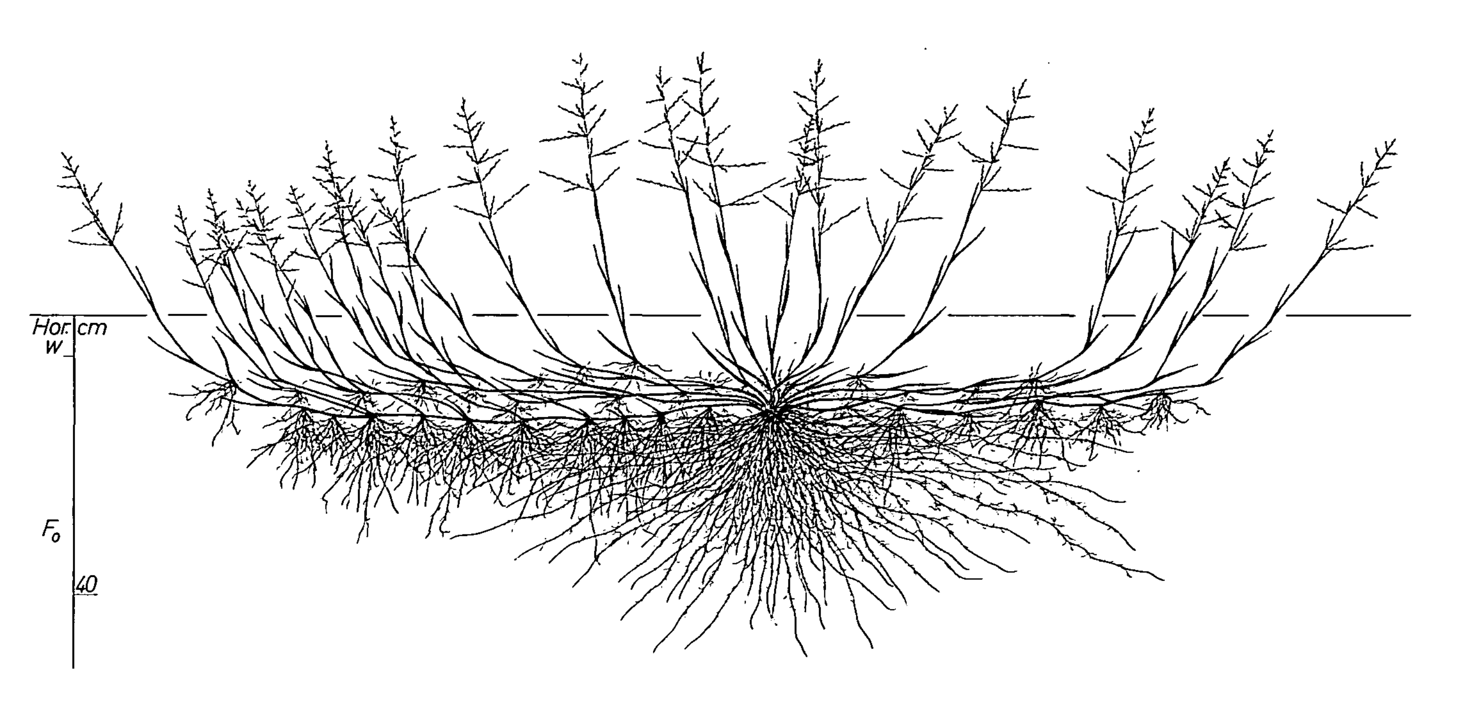


Abb. 205: Flut-Schwaden *Glyceria fluitans,* in einem mit Wasser gefüllten Entwässerungskanal auf schlammigem, schluffig-tonigem Boden, Keutschach, Kärnten, ca. 490 m NN.

5.2.1.1.2.2. Bewurzelung torfbildender Verlandungspflanzen

Die torfbildenden Verlandungspflanzen wachsen in Ufernähe zu geschlossenen Beständen heran. In ihren Initialstadien wurzeln sie noch in mineralischen, schlammigen Unterwasserböden. Mit Ansteigen ihres torfig zersetzten Rückstandes wurzeln sie immer mehr in diesem. Ihre Wurzeln dringen aber meist noch bis zu den stärker mineralisch beeinflußten Bodenschichten vor. Das gilt besonders für das Schilf. Die Steif-Segge isoliert sich in ihrer Optimalphase immer mehr selbst vom mineralischen Untergrund. Ein mineralischer Einfluß, sei er nur durch zeitweise Überflutung, ist aber immer vorhanden. Das ist auch der Grund, warum die Röhricht- und Großseggen-Bestände, im Gegensatz zu den Kleinseggenbeständen, so große Biomassen bilden. So übertrifft das Schilf auf warmen, mineralkräftigen Böden in der Biomassenproduktion jede gedüngte Wiese.

Das **Schilf** *Phragmites australis* (Abb. 206) kann von den torfbildenden Verlandungspflanzen am weitesten ins offene Wasser (nach SCHRÖTER & KIRCHNER, 1902, bis 2 m Tiefe) und am weitesten ins oberbodentrockene Land vordringen. Am Rande offener Gewässer wächst es bestandbildend im Röhricht, in dem es noch rel. gut mit Sauerstoff versorgt werden kann. Es kommt aber auch in Quellmooren, Naß- und Feuchtwiesen und in Lichtungen von Auwäldern vor. Entscheidend ist, daß die Wurzeln die ständig grundfeuchten Bodenschichten erreichen. Das etagenförmig aufgebaute Netz von hohlen Ausläufern kann sich auf mineralischen Auböden bis gegen 2 m Tiefe erstrecken. Die Sproßwurzeln, die von den Knoten der Ausläufer ausgehen, dringen noch in größere Tiefen vor. Nähere Beschreibung bei KUTSCHERA (1960).

Das **Schneidried** *Cladium mariscus* (Abb. 207) bildet nach dem Schilf als Verlandungspflanze die hochwüchsigsten und massigsten Bestände. Im Gegensatz zu dem Schilf dringt es nicht ins tiefere, offene Wasser vor. Es findet sich im Verlandungsbereich erst ein, wenn der Bestand weitgehend geschlossen und tragfähig ist. Das ist erst hinter dem offenen Schilfgürtel oder hinter dem von der Steif-Segge berandeten Uferstreifen der Fall. Das Schneidried wächst aber auch in Flachmoortümpeln, in denen das Grundwasser heraufdrückt, an Quellen und in Gräben. Entscheidend ist, daß die vom Wasser durchtränkten Böden nicht zu lange trockenfallen. Wegen seiner viel stärkeren Bindung an einen hohen Grundwasserstand kann es nicht, wie das Schilf, auf Moorbereiche übergreifen, die längere Zeit in den oberen Bodenschichten abtrocknen. Gründe dafür sind das flachstreichende Ausläufernetz und die spärliche Bewurzelung. Die mit Niederblättern besetzten Ausläufer sind in der Regel nicht bewurzelt. Sie wachsen spitzenwärts in einen Laubsproß aus. An seiner Unterseite entsteht ein Seitensproß, der als Ausläufer fortwächst. Die Sproßwurzeln treten in büschelförmiger Anordnung am Grund der Blattbasen auf.

Die **Steif-Segge** *Carex elata,* (Abb. 208) steht in der Massenbildung unter den Verlandungspflanzen in Mitteleuropa etwa an dritter Stelle. Sie erträgt größere Schwankungen des Wasserstandes als das Schilf. Sie tritt vor allem an Ufern von Teichen, von Flüssen und von Flußaltarmen auf, während das Schilf vorwiegend Seeufer besiedelt. Die Steif-Segge gilt als Kennart des Caricetum elatae (Magnocaricion). Ihre Widerstandsfähigkeit gegen höhere Schwankungen des Grundwasserstandes findet ihren Ausdruck in dem bultförmigen Wuchs.

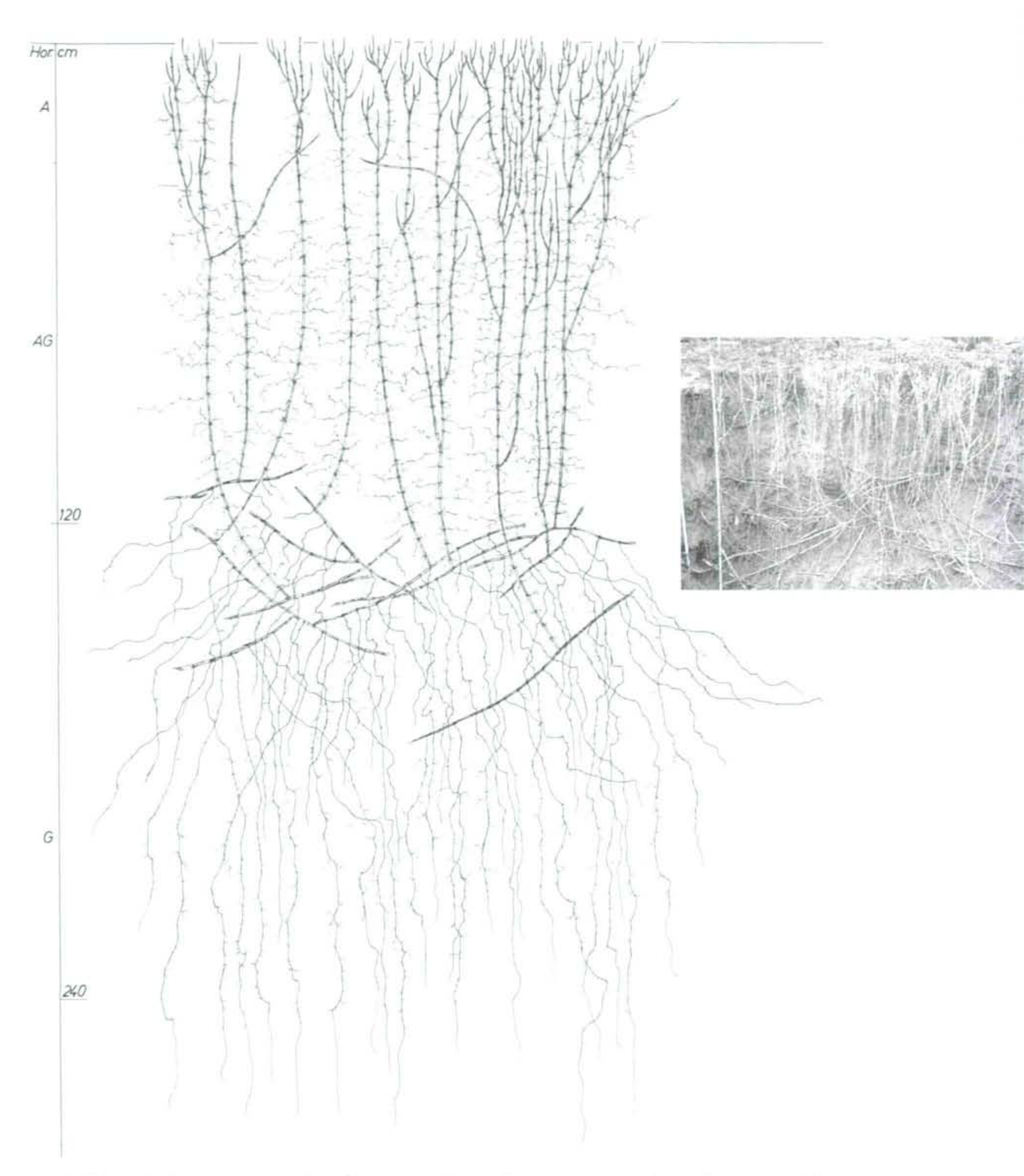


Abb. 206: Schilf *Phragmites australis*, im Talboden der Enns auf grauem Auboden, Irdning, Steiermark, 640 m.

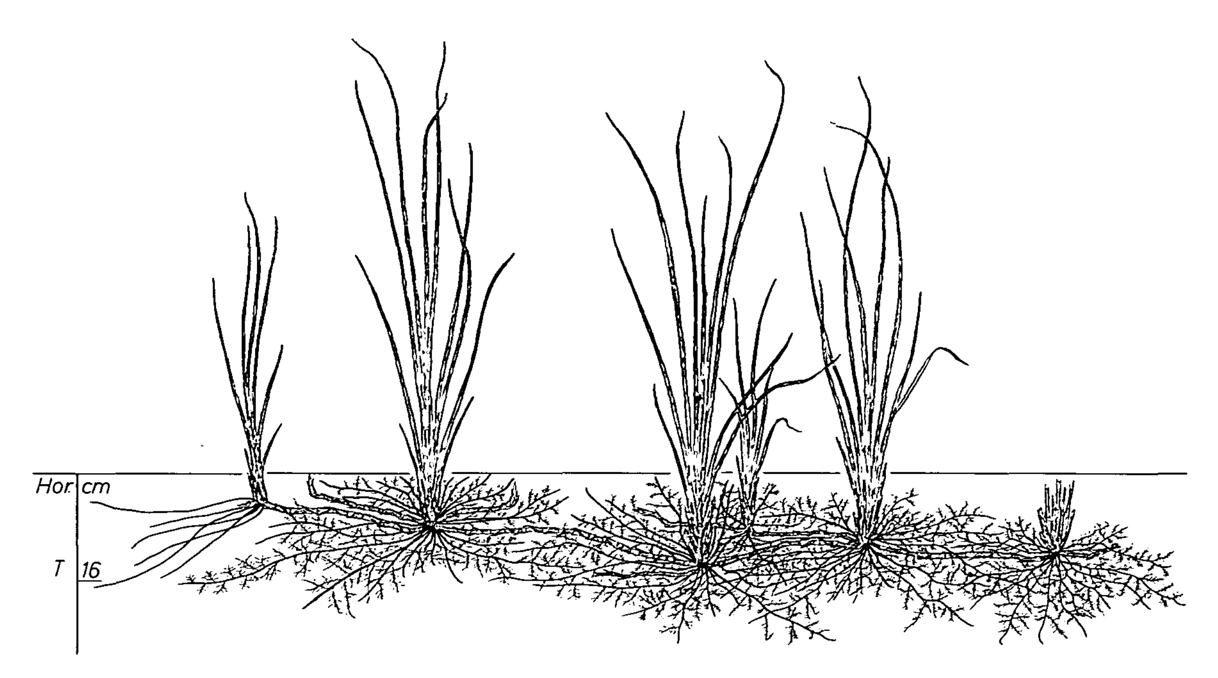


Abb. 207: Schneidried *Cladium mariscus*, auf Niedermoortorf am Ufer des Keutschacher Sees, Kärnten, ca. 490 m NN.

Er kommt durch das etagenförmige Aufwärtswachsen der kurzen Ausläufertriebe zustande. Die Sproßwurzeln, die oft sehr dicht mit rotbraunen Seitenwurzeln besetzt sind, verteilen sich auf das ganze Bult, das bei Tiefwasserstand fast meterhoch emporragen kann. Nähere Beschreibung bei KUTSCHERA & LICHTENEGGER (1982).

Die **Schnabel-Segge** *Carex rostrata* (Abb.209) kommt als einzige Großsegge noch als Verlandungspionier bestandbildend an Ufersäumen von Gebirgsseen in der subalpinen Stufe auf saurem bis schwach kalkbeeinflußtem, schlammigem, nährstoffarmem Substrat vor. Die blaugrünen Bestände, die bis zu einer Wassertiefe von ca. 20 cm vordringen können, heben sich von weitem vom Uferrand ab. Im Tiefland wächst die Art auch häufig in Großseggenbeständen an Ufern stehender oder langsam fließender Gewässer, in moorigen Gräben und in Moorschlenken auf saurem, schlammigem Torfboden. Innerhalb des Caricion lasiocarpae (Zwischenmoor-Ges.) gilt sie als Kennart des Caricetum rostratae. Ihr Vorkommen auf nährstoffarmem Substrat bewirkt, daß sie unter den Großseggen als Verlandungspflanze die geringste Massenwüchsigkeit aufweist. Die bis 2 mm dicken, hellbraunen Ausläufer wachsen endwärts in Laub- und Blütentriebe aus. Basale Seitensprosse setzen die Ausläufer fort. Die Sproßwurzeln entspringen büschelförmig gehäuft am Grund der Laubtriebe. Sie sind nicht lang, wenig verzweigt und annähernd kegelförmig im Boden ausgebreitet. Im Vergleich zur Sproßmasse ist die Wurzelmasse gering.

Der **Schlamm-Schachtelhalm** *Equisetum fluviatile* (Abb. 210) erträgt als Verlandungspionier rel. hohe Wasserüberdeckung. Im vordersten Verlandungsgürtel bildet er vorherrschende Bestände, solange er nicht durch einen dichteren Schilfbestand zurückgedrängt wird. Er gilt daher nur als schwache Phragmitetalia-Art. Seine verlandende bzw. torfbildende Wirkung ist viel geringer als die des Schilfs, weil die viel dünneren, gekammerten Schäfte keinen großen Bestandesabfall erzeugen. Im Verlandungsbereich der Steif-Segge und in Zwischenmoor-Ges.

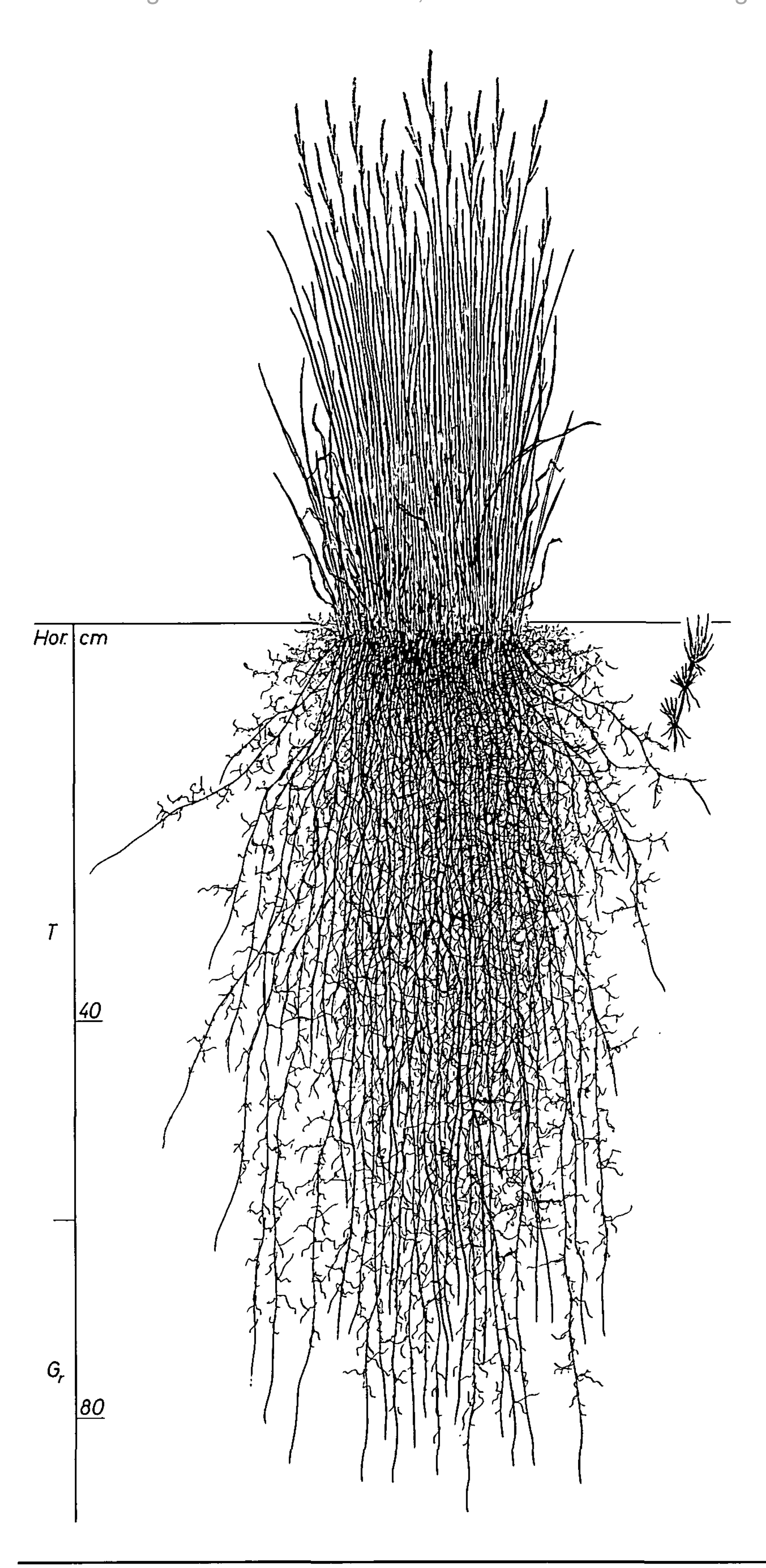


Abb. 208: Steife Segge *Carex elata*, auf schlammigem Torf am Ufer des Viktringer Teiches bei Klagenfurt, ca. 480 m NN.

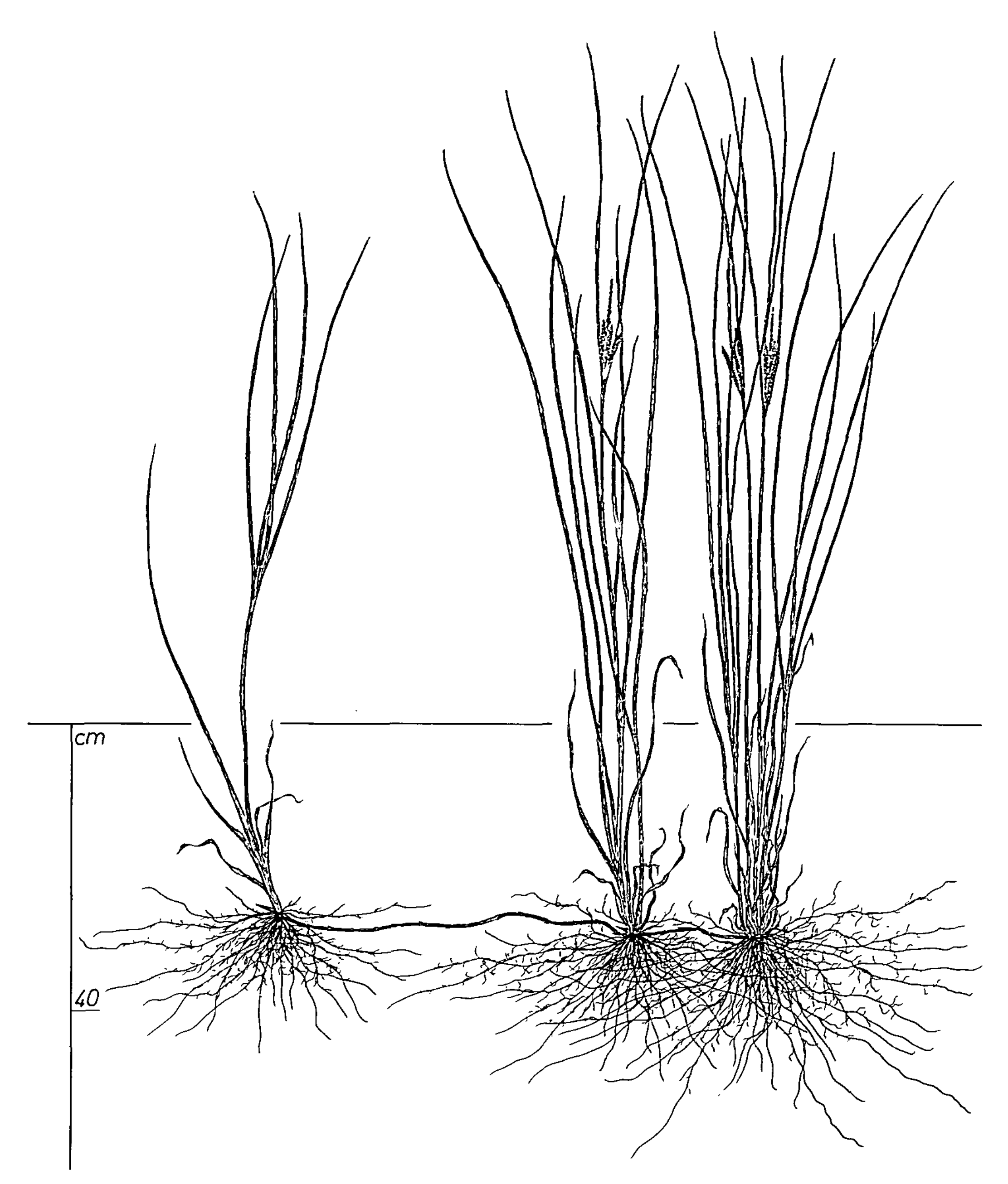


Abb. 209: Schnabel-Segge *Carex rostrata*, auf schlammig-anmoorigem Grund am Rand eines Altwassertümpels in der Sattnitz, Kärnten, ca. 700 m NN.

tritt er nur dann auf, wenn an enger begrenzten Stellen die Schwankung des Grundwasserstandes nicht zu hoch ist. Ähnlich wie beim Schilf erreicht sein stark verzweigtes Ausläufersystem auf mächtigen Niedermoorböden Tiefen bis gegen 2 m (DOSTAL, 1984). Auch er ist offensichtlich darauf angewiesen, mineralstoffreichere Bodenschichten zu erschließen, um einen größeren Massenwuchs hervorzubringen. Die Haupttriebe der rötlichbraunen bis schwarzen, im jungen Zustand gelben, bis ca. 12 mm dicken Ausläufer wachsen plagiotrop fort. Aus ihren Knoten gehen an der Oberseite die aufwärts wachsenden Seitentriebe hervor. Nach

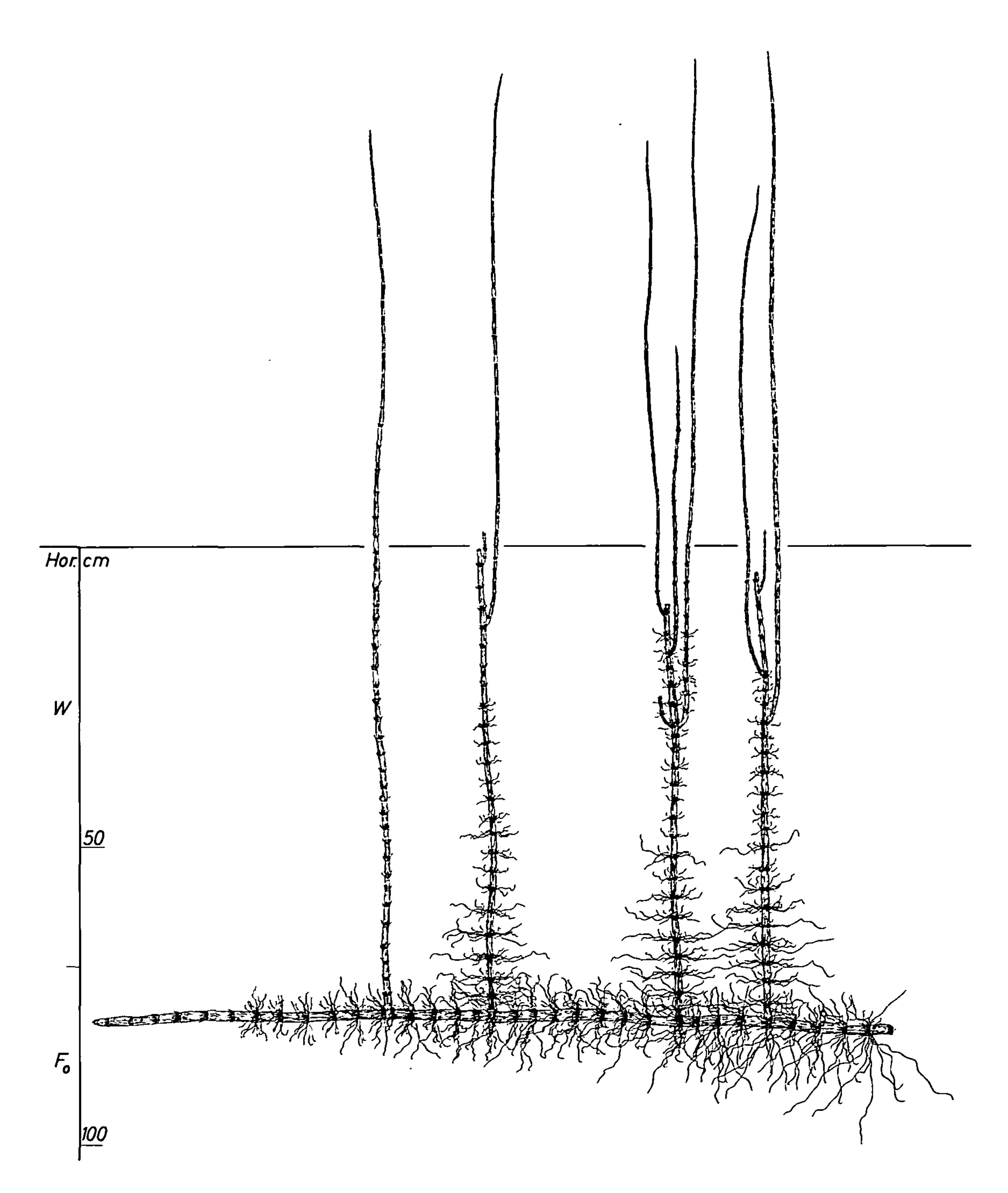


Abb. 210: Schlamm-Schachtelhalm *Equisetum fluviatile*, auf schlammigem Torfboden, Keutschacher Moor, Kärnten, ca. 500 m NN.

Absterben der aufwärts wachsenden Triebe bilden sich aus ihren Knoten im Boden wiederum aufstrebende Sproßtriebe. Die dünnen, sehr wenig verzweigten, schwarzen, kurzen Sproßwurzeln sind radiär um die Ausläufer und um die aufsteigenden Sproßtriebe angeordnet. Die Wurzelmasse ist im Vergleich zur Sproßmasse sehr gering.

Der **Breitblättrige Rohrkolben** *Typha latifolia* (Abb. 211) ist ein stärker torfbildender Verlandungspionier im Röhricht stehender oder langsam fließender Gewässer, der eine Wasserüberdeckung bis 1 m erträgt (OBERDORFER, 1994). Er gilt als Kennart des Typhetum latifoliae (Phragmition). Seine meterlangen, dicht unter der Bodenoberfläche im torfigen Schlamm verlaufenden, schwarzen, bis 20 mm dicken, bewurzelten Ausläufer wachsen an der Spitze in Laub- und Blütentriebe aus. An ihrem Grund gehen neue Ausläufertriebe und büschelartig gehäuft zahlreiche Sproßwurzeln hervor. Die Wurzeln sind dick-fleischig, weiß bis weißlichgelb und sehr wenig feinverzweigt.

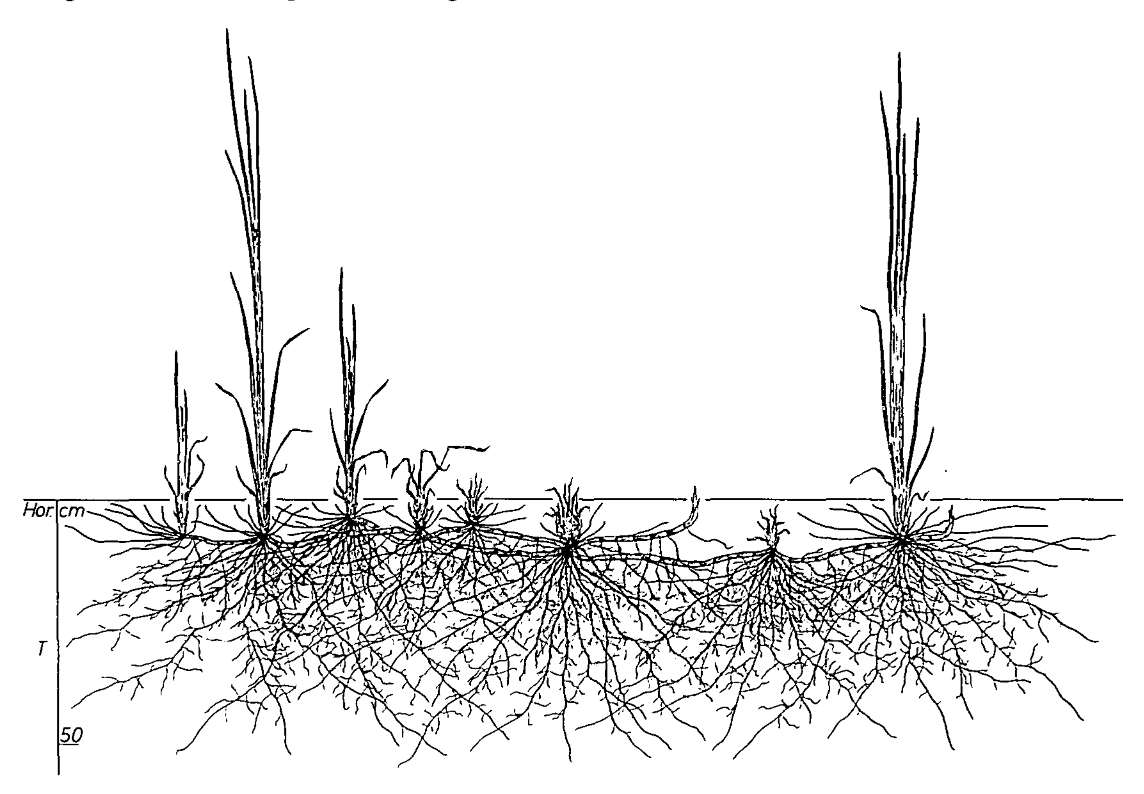


Abb. 211: Breitblättriger Rohrkolben *Typha latifolia,* auf torfigem Schlamm am Ufer des Viktringer Teiches bei Klagenfurt, 480 m NN.

Der **Aufrechte Igelkolben** *Sparganium erectum* (Abb. 212) erträgt eine Wasserüberdeckung von einigen Dezimetern. Er kennzeichnet als Verlandungspionier auf nährstoffreichen, torfigen Schlammböden die Sparganium erectum-Röhrichte und gilt daher als Kennart des Sparganietum er. (Phragmition). In Gräben und im Bachröhricht wächst er in den Gesellschaften des Sparganio-Glycerion. Die gelbbraunen, unverzweigten, bis ca. 10 mm dicken, schwach bewurzelten, mit Niederblättern besetzten Ausläufer wachsen endwärts unter Verdickung in Blatt- und Blütentriebe aus. Den Ausläufer setzt ein Seitensproß fort, der am Grunde der Blattbasen hervorgeht. Dort entspringen auch in büschelförmiger Anordnung die Sproßwurzeln. Sie sind gelbbraun bis leicht rötlich, dünn und wenig verzweigt. Sie erreichen eine relativ große Tiefe.

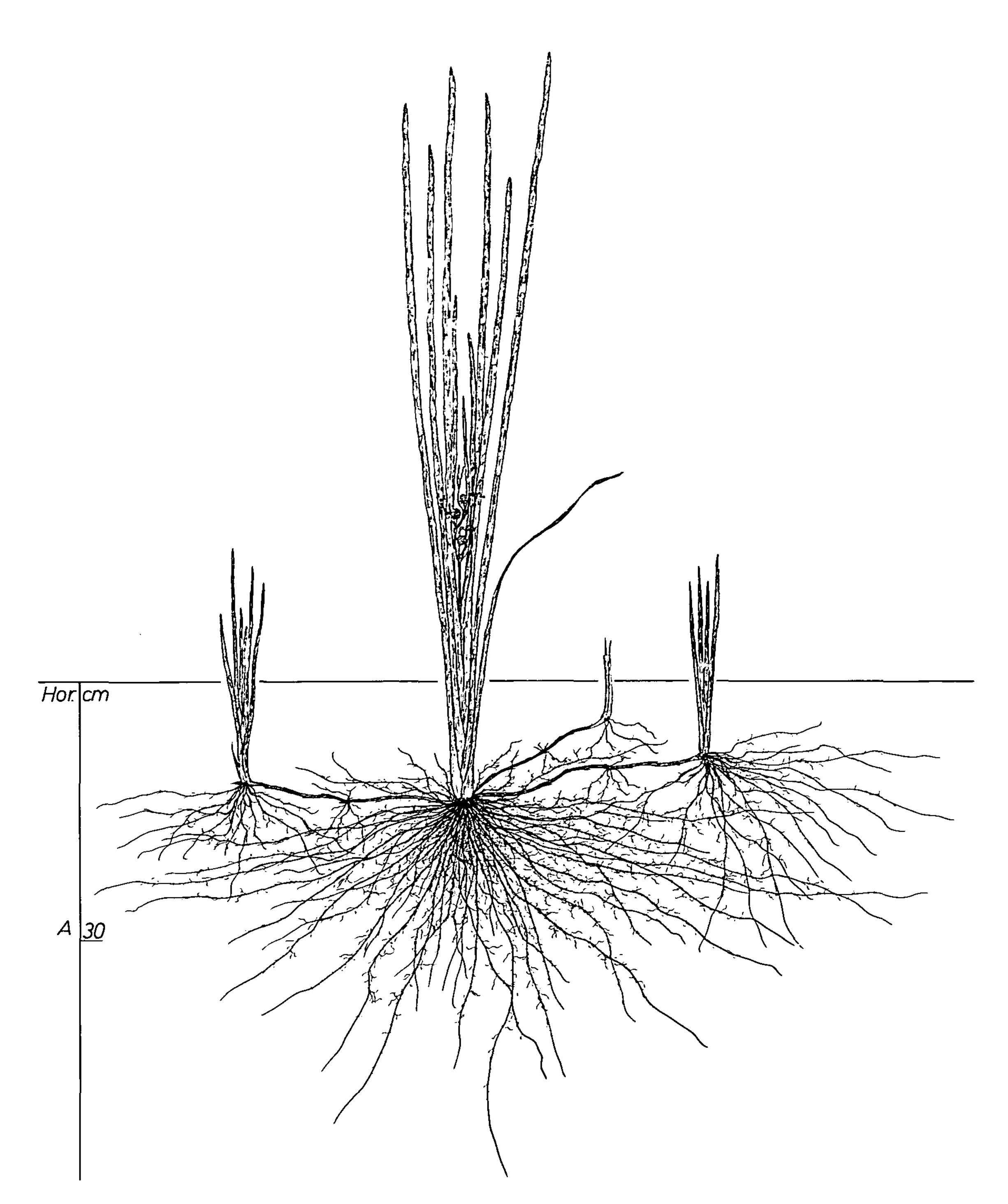


Abb. 212: Aufrechter Igelkolben *Sparganium erectum*, auf torfigem Schlamm in einem seicht mit Wasser überdeckten Bestand aus vorwiegend Kalmus und Aufrechtem Igelkolben am Ufer des Viktringer Teiches bei Klagenfurt, 480 m NN.

Die Gelbe Schwertlilie *Iris pseudacorus* (Abb. 213) ist vor allem ein Begleiter der Verlandungsröhrichte und Großseggen-Ges. wärmerer Lagen auf nassen, zeitweise überstauten, nährstoffreichen, torfigen Schlammböden. Sie gilt daher als Kennart der Phragmitetalia. Ihre stark verzweigten, bauchig verdickten, rippigen Rhizome, die seicht im Boden kriechen, wachsen an der Spitze zu Blatt- und Blütentrieben aus. Seitensprosse setzen die Rhizome fort. Die rel. wenigen Sproßwurzeln treten am Grunde der Laubsprosse gehäuft auf.

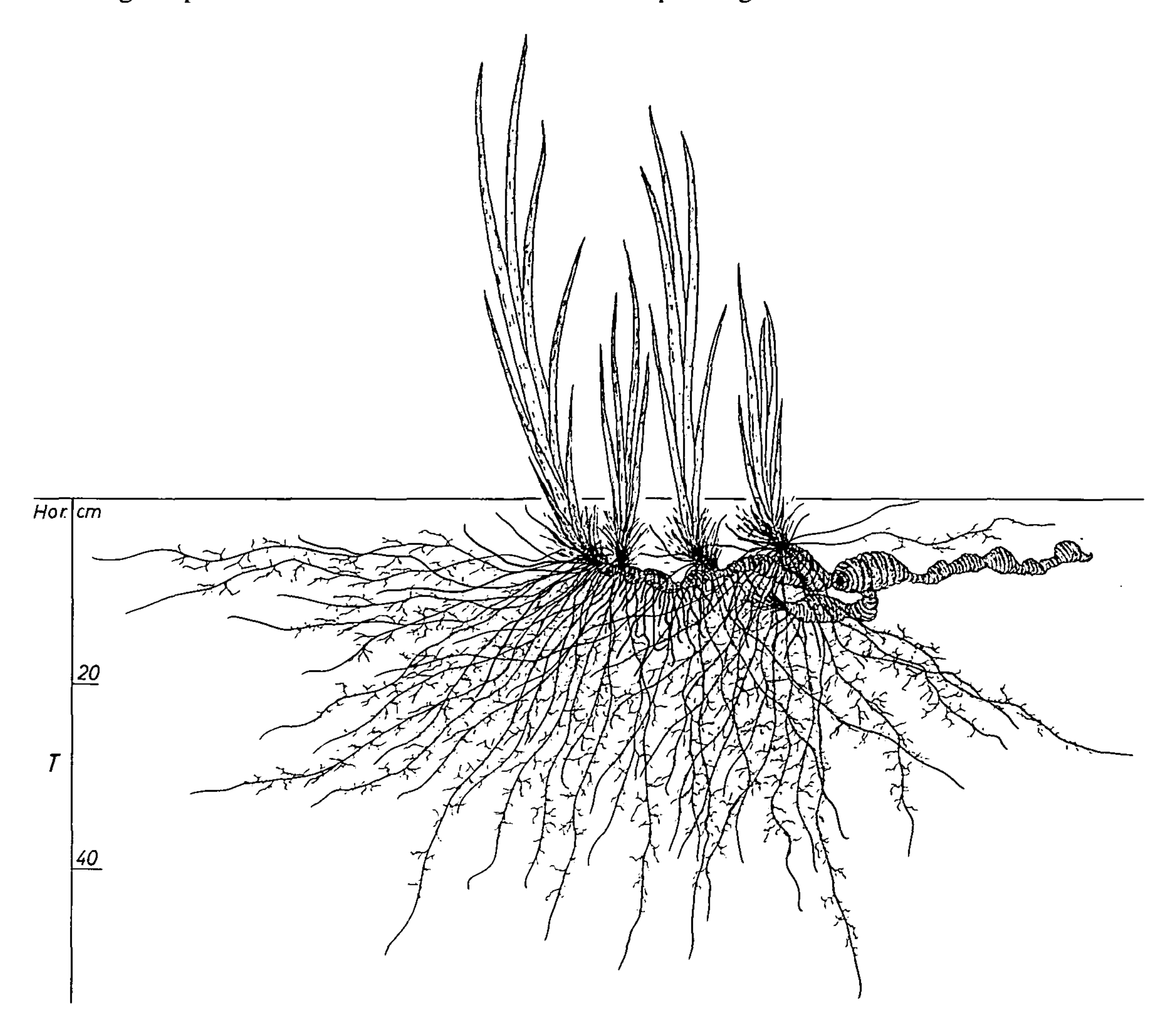


Abb. 213: Gelbe Schwertlilie *Iris pseudacorus*, auf torfigem Schlamm in einem Bestand aus vorherrschend Kalmus am Ufer des Viktringer Teiches bei Klagenfurt, 480 m NN.

Der **Kalmus** *Acorus calamus* (Abb. 214) ist ein Neuankömmling unter den Arten der Röhrichte. Er kam im 16. Jhdt., wohl wegen seiner heilkräftigen Wirkung, aus Indien über Vorderasien nach Europa. Als häufigste Begleiter der Kalmusbestände gelten *Typha*-Arten und *Iris pseudacorus*. In dichten Schilf- und Großseggen-Beständen kann sich der Kalmus nicht behaupten. Seine stärkste Entfaltung erreicht er in warmen Lagen im Acoretum (Phragmition) auf nährstoffreichen, mineralkräftigen, torfigen Schlammböden. Seine langen, flach unter der

Bodenoberfläche verlaufenden, braunen Rhizome sind dorsiventral abgeflacht und stark gerippt. Die Blattsprosse treten an der Oberseite der Rhizome und die Wurzeln in schrägen Zeilen an ihrer Unterseite hervor. An seiner Spitze wächst das Rhizom unter leichter Verdickung in einen Blatt- und Blütentrieb aus. Die Wurzeln sind weiß bis gelblichweiß, fleischig, ca. 1 mm dick und reichlich feinverzweigt. Unter den Verlandungspflanzen zählt der Kalmus zu jenen Arten, die am stärksten bewurzelt sind.



Abb. 214: Kalmus *Acorus calamus*, Kalmus-Bestand auf torfigem Schlamm am Ufer des Viktringer Teiches bei Klagenfurt, 480 m NN.

Der **Sumpf-Haarstrang** *Peucedanum palustre* (Abb. 215) wächst zerstreut im Röhricht und in Großseggen-Beständen an Ufern, im Erlenbruch und im Einströmungsbereich von Flachmooren auf torfigen, mineralstoffhaltigen Sumpfböden. Er gilt als Kennart des Magnocaricion. Längere Oberbodentrockenheit erträgt er nicht, da sich seine Wurzeln vorwiegend in den oberen Bodenschichten ausbreiten. Die Grundachse wächst nach Absterben der aus ihr hervorgehenden Laub- und Blütentriebe durch Bildung von Seitensprossen stockwerkartig nach oben. Die scheibenförmigen Narben der abgestorbenen Triebe sind deutlich zu sehen. Am Grunde der aufstrebenden Sproßtriebe entwickeln sich dick-fleischige Wurzeln, deren Stärke allmählich bis zu ihrer Verzweigung in lange Seitenwurzeln abnimmt. Entlang den dickeren Abschnitten treten häufig höckerige Erhebungen auf, die als Seitenwurzelansätze zu deuten sind. Bei älteren Pflanzen herrscht die sproßbürtige Bewurzelung vor. Die bei jüngeren Pflanzen stärker hervortretende Polwurzel bleibt im Wachstum zurück und verliert ihre Vorwüchsigkeit, indem sie sich in nahezu gleich dicke Seitenwurzeln verzweigt, die sich seitwärts ausbreiten.

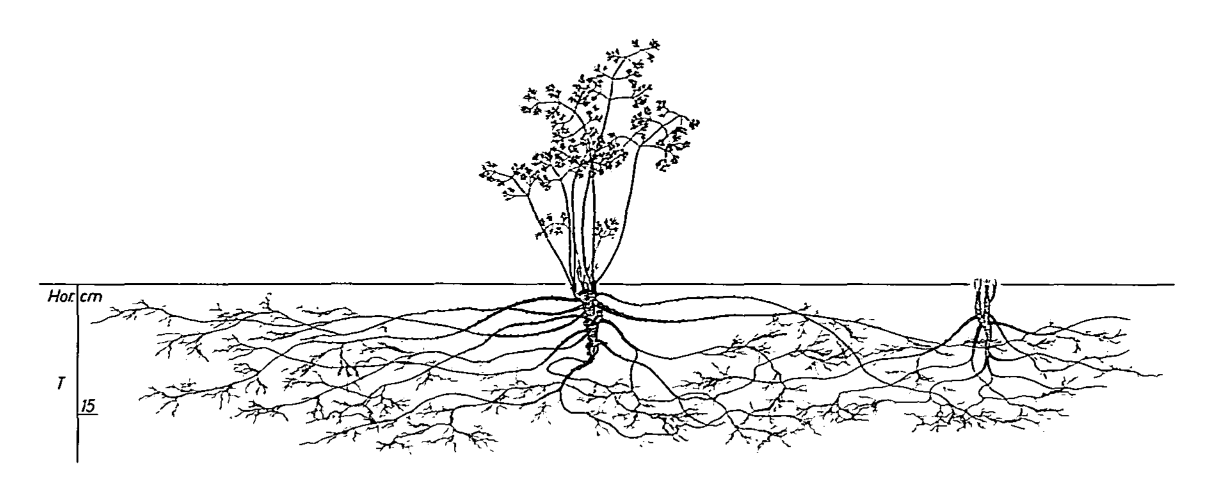


Abb. 215:.Sumpf-Haarstrang *Peucedanum palustre,* auf schlammigem Torf im Einströmungsbereich eines Flachmoores, Leisbach, westlich Klagenfurt, ca. 490 m NN.

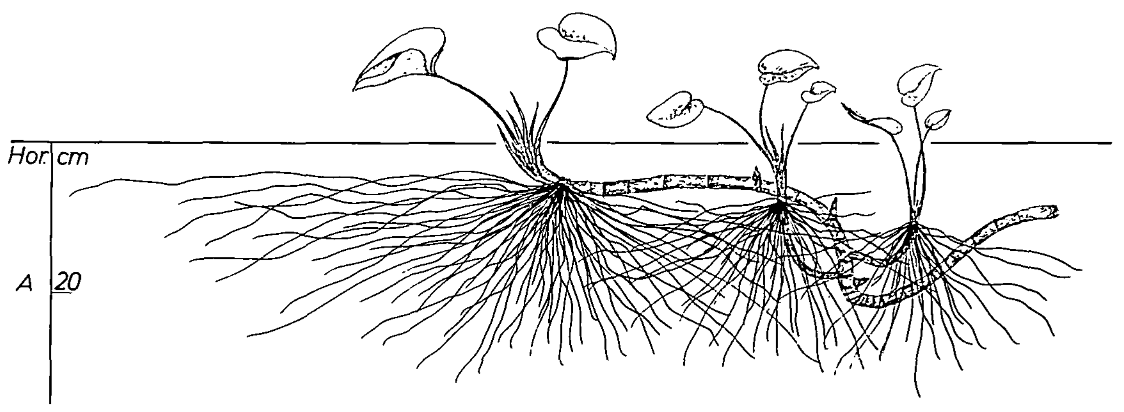


Abb. 216: Drachenwurz *Calla palustris,* auf torfigem Schlammboden im Einströmungsbereich eines Flachmoores, Spintikteich, westlich Klagenfurt, ca. 600 m NN.

Die **Drachenwurz** *Calla palustris* (Abb. 216) ist vorzugsweise zusammen mit der Steif-Segge im Einströmungsbereich von Flachmooren im Schatten von Schwarzerlen auf torfigen, mineralstoffreicheren, wasserdurchtränkten Schlammböden zu finden, deren obere Schichten nie über längere Zeit trocken sind. Sie wächst auch an Ufern von Tümpeln und in Moorschlenken, soferne diese durch Frischwasserzufuhr beeinflußt werden. Sie gilt als Kennart des Cicuto-Caricetum pseudocyperi (Phragmition), das ebenfalls für die stärker mineralisch beeinflußten Moorrandzonen kennzeichnend ist. In sommerkühleren Lagen bedarf sie weniger der Beschattung als in sommerwarmen. Ihre außen grünen, innen weißen, reichlich mit luftführenden Interzellularen versehenen, fleischigen, bis ca. 15 mm dicken Rhizome verlaufen knapp unter der Bodenoberfläche. An ihren Knoten gehen aufwärts wachsende Blattsprosse hervor. Spitzenwärts gehen sie in Laub- und Blütentriebe über. Die lebenden Teile der Ausläufer sind bis ca. 50 cm lang. Die abgestorbenen Teile können bis zu einer Länge von ca. 40 cm erhalten bleiben. Die Sproßwurzeln treten an den basalen Knoten der Sproßtriebe büschelförmig gehäuft auf. Sie sind entlang dem dicksten Abschnitt grün, dann weiß bis gelblichweiß, brüchig, bis ca. 40(60) cm lang und an der Austrittsstelle bis ca. 10 mm dick. Die jungen Wurzeln sind

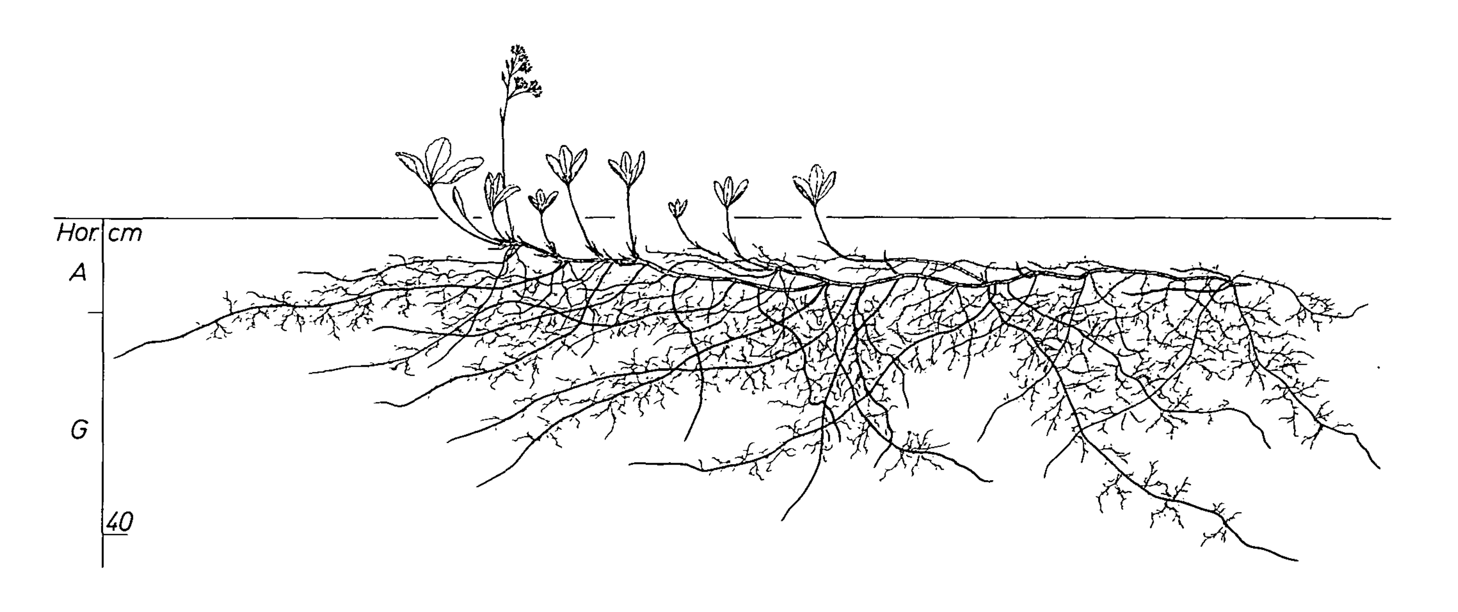
unverzweigt. Die älteren bilden Seitenwurzeln 1. und 2. Ordnung. Diese sind weiß bis gelblichweiß, bis ca. 30(50) cm lang und bis ca. 1 mm dick. Wurzelhaare und Pilzhyphen wurden gemäß Literaturangaben nicht festgestellt. Nähere Beschreibung bei METSÄVAINIO (1931).

5.2.1.1.3. Bewurzelung von Pflanzen der Flachmoore

Im Zuge der Verlandung offener Wasserflächen werden vor allem in warmen Gebieten infolge Luftarmut im wasserdurchtränkten Boden die Torfschichten immer mächtiger. Die Verlandungsbestände rücken allmählich gegen die offene Wasserfläche vor und schneiden so die hinter ihnen liegenden alten Verlandungsflächen vom direkten Einfluß des Wassers ab. Es kommt kaum noch zu Überflutungen und zu seitlichen Wasserbewegungen im Boden. Die Wasserbewegung beschränkt sich vornehmlich auf die Hebung und Senkung des Wasserspiegels. Eine Zufuhr von Mineralstoffen über das Wasser ist dadurch nur noch in geringem Ausmaß gegeben. Diese Niedermoorböden sind daher viel mineralstoffärmer als jene der Verlandungsbestände. Sie sind zeitweise auch oberbodentrockener, da der Wasserspiegel über längere Zeit absinkt. Aus diesen Gründen sind die darauf wachsenden Pflanzenbestände viel weniger massenwüchsig. Sie werden im Vergleich zu den Großseggenrieden zutreffend als Kleinseggenriede bezeichnet. Sie wurzeln auf mehr oder weniger tiefgründigen Torfböden, deren pH-Wert vom Kalkgehalt des Grundwassers abhängt. Bei einem pH-Wert um den Neutralbereich werden die Pflanzenbestände als Kalk-Kleinseggenriede bezeichnet und soziologisch im Caricion davallianae zusammengefaßt. Ihnen gegenüber stehen die Bestände der bodensauren Kleinseggenriede, die im Caricion fuscae zusammengefaßt werden. Die Bildung an Pflanzenmasse ist bei beiden Gesellschaftsgruppen annähernd gleich gering. Im Vergleich zu ihrer Sproßmasse haben die Arten der Kleinseggenriede meist eine größere Wurzelmasse als jene der Verlandungsbestände. Das trifft vor allem für Arten zu, die über längere Zeit der Oberbodentrockenheit ausgesetzt sind. Beispiele dafür sind *Eriophorum latifolium, E. angustifolium, Carex davalliana, C. fusca, C. panicea, Schoenus ferrugineus* u.a.(KUTSCHERA & LICHTENEGGER, 1982). Auch die Flachmoore weisen keine glatte Oberfläche auf. In ihren Vertiefungen bilden sich feuchtere Rinnen, die schwach ausgeprägten Moorschlenken ähneln. Dies ist besonders bei Zwischenmooren der Fall, wenn sich diese zu Hochmooren weiter entwickeln. Die in den Rinnen und Schlenken wachsenden Pflanzen sind besser mit Wasser versorgt und daher auch weniger stark bewurzelt wie beispielsweise die *Rhynchospora*-Arten. Wegen ihrer stellenweise starken Verflechtung mit kennzeichnenden Arten der Flachmoorbestände wird ihre Bewurzelung bereits in diesem Kapitel beschrieben.

Der **Fieberklee** *Menyanthes trifoliata* (Abb. 217) wächst vor allem in mineralstoffreicheren Schlenken der Randzonen von Flachmooren, aber auch in flachen Gräben, in Torfstichen und in Schwingrasen. Er gilt als Kennart der Scheuchzerio-Caricetea fuscae. Seine langen, flach im Boden kriechenden oder im Wasser schwimmenden, stark verzweigten, bis ca. 15 mm dicken, deutlich gegliederten, mit schuppenförmigen bis faserigen Niederblättern besetzten, teils grünen Ausläufer wachsen mit ihren Seitentrieben zu Laub- und Blütentrieben aus. Die Ausläufer werden durch einen Seitentrieb fortgesetzt, der an der Basis der Laubtriebe hervorgeht. An der Unterseite der Ausläuferknoten entspringen eine bis wenige Sproßwurzeln. Sie sind weiß, dickfleischig, bis über 50 cm lang und wenig feinverzweigt. Wenn sie im offenen Wasser schwimmen, ergrünen sie.

Abb. 217: Fieberklee *Menyanthes trifoliata,* in einer Schlenke in der Randzone eines Flachmoores, das in eine Feuchtwiese übergeht, Leisbach, westlich Klagenfurt, ca. 490 m NN.



Die **Weiße Schnabelbinse** *Rhynchospora alba* (Abb. 218) wächst in Schlenken von Flach-, Zwischen- und Hochmooren auf staunassen, zeitweise leicht überfluteten, basen- und nährstoffarmen Böden, die meist aus *Sphagnum*-Arten aufgebaut sind. Sie gilt als Kennart des Rhynchosporetum albae (Rhynchosporion albae). Aus ihrer gestauchten, meist aufwärts gerichteten Grundachse, die nur manchmal kurze Ausläufer bildet, gehen an den Knoten kranzförmig angeordnete sproßbürtige Wurzeln und ein aufsteigender Sproßtrieb hervor. Die Wurzeln breiten sich flach im Boden aus. Sie sind sehr dünn, weiß und im jungen Zustand unverzweigt. Im älteren Zustand bilden sie in geringer Zahl Seitenwurzeln 1. und 2. Ordnung. An den Wurzeln 1. Ordng. zählte MÄTSEVAINIO (1931) pro Millimeter 30-40 Wurzelhaare, an jenen 2. Ordng. ca. die Hälfte. Die Länge der Wurzelhaare betrug 0,62-0,87 mm.

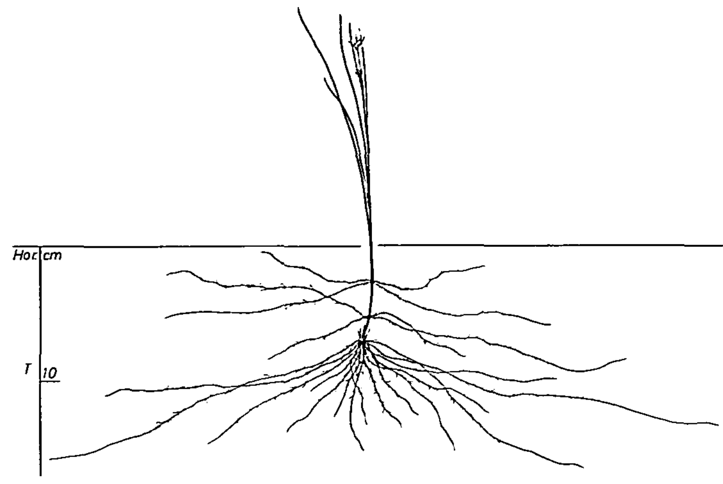


Abb. 218: Weiße Schnabelbinse *Rhynchospora alba*, in einer Moorschlenke auf *Sphagnum*-Torf, Spintikteich, westl. Klagenfurt, ca. 600 m NN.

Die **Braune Schnabelbinse** *Rhynchospora fusca* (Abb. 219) wächst wie die Weiße Schnabelbinse in Schlenken von Flach-, Zwischen- und Hochmooren auf staunassen Torfböden. Sie gilt ebenfalls als Kennart des Rhynchosporetum albae (Rhynchosporion albae). Sie wächst aber auch in eigenen Beständen auf Torfböden, die häufiger überstaut sind und in den obersten Schichten nicht so stark abtrocknen wie jene der Weißen Schnabelbinse. Im Gegensatz zur Weißen Schnabelbinse wächst sie infolge Bildung langer Ausläufer rasig. Die Ausläufer wachsen endwärts in Blatt- und Blütentriebe aus. Diese werden von einem basalen Seitentrieb fortgesetzt. Die Wurzeln entspringen büschelartig gehäuft nur an den basalen Knoten der aufsteigenden Triebe. Sie sind ebenfalls sehr dünn, weiß bis gelblichweiß, brüchig und sehr wenig feinverzweigt. Hinter der Wurzelspitze entstehen ebenfalls Wurzelhaare.

Das **Blutauge** *Potentilla palustris* (Abb. 220) kommt vereinzelt in Flach- und Zwischenmooren vorzugsweise in Schlenken auf nassen, zeitweise überstauten, schlammigen Torfböden vor. Es gilt als schwache Kennart des Caricion lasiocarpae (Scheuchzerio - Caricetea). Die Art bildet lange, knapp unter der Bodenoberfläche hinkriechende Triebe. Endwärts wachsen sie zu Blatt- und Blütentrieben aus. Die älteren und tiefer im Boden liegenden Kriechtriebe bilden an den Knoten dichte Büschel von Sproßwurzeln. Diese bleiben kurz und verzweigen sich sehr stark in Faserwurzeln. Das äußerst dichte Wurzelgeflecht durchdringt intensiv den schlammigen Torfboden. Die Wurzeln sind schwarzbraun bis schwarz.

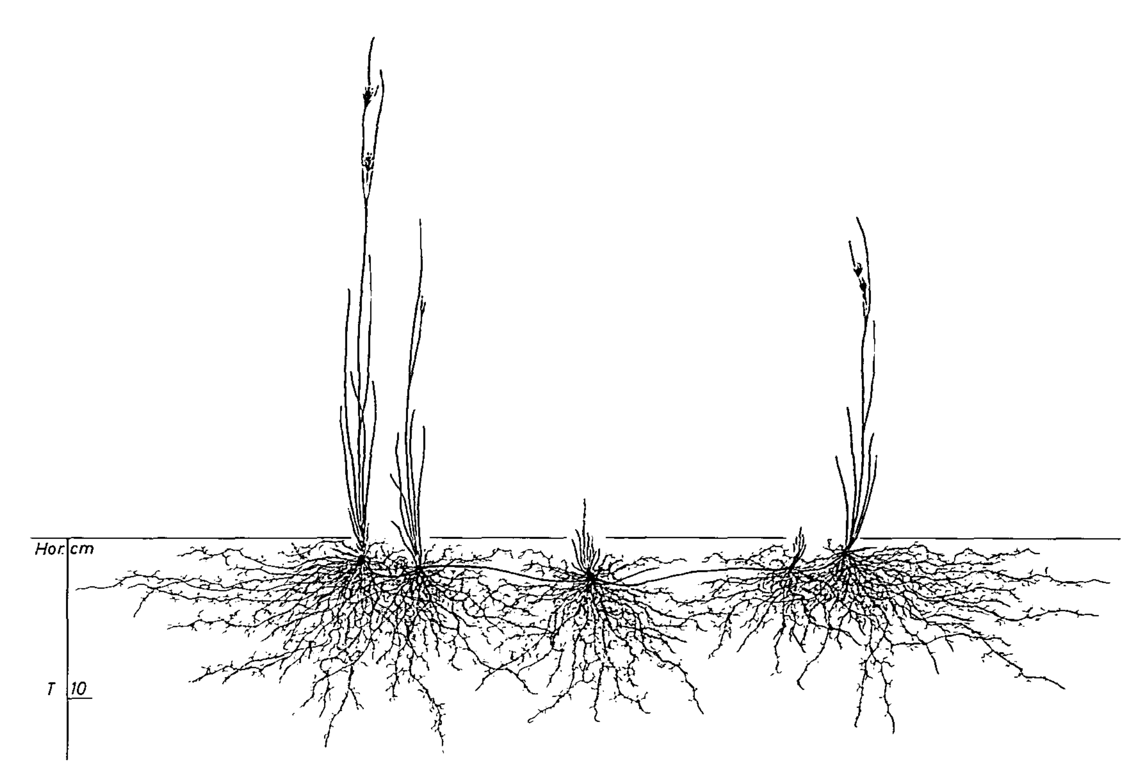


Abb. 219: Braune Schnabelbinse *Rhynchospora fusca*, in einer Moorschlenke auf *Sphagnum*-Torf, Spintikteich, westlich Klagenfurt, ca. 600 m NN.

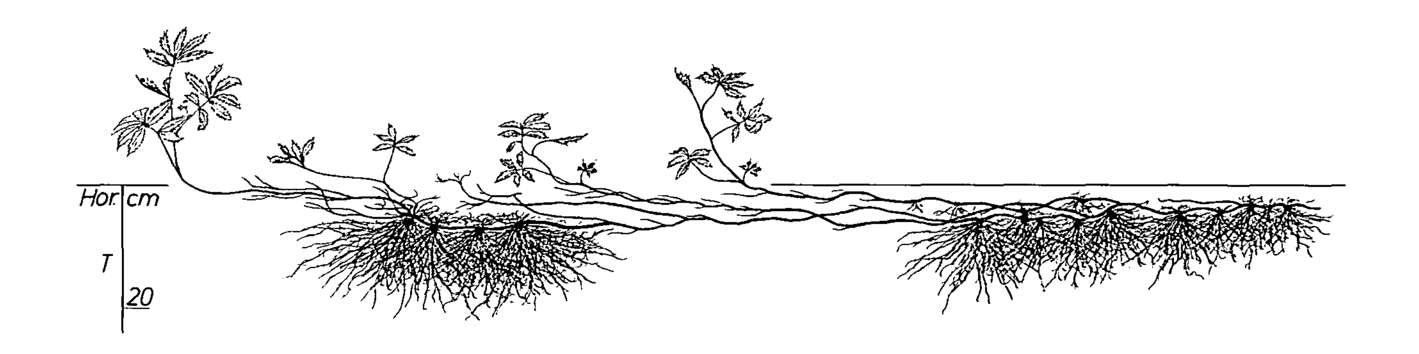


Abb. 220: Blutauge Potentilla palustris, in einer Moorschlenke , Keutschacher Moor, Kärnten, 490 m NN. schlammiger Torf.

Die **Blasensimse** *Scheuchzeria palustris* (Abb. 221) wächst wie die Schnabelbinsen-Arten in Schlenken von Flach-, Zwischen- und Hochmooren auf staunassen, basen- und nährstoffarmen, zeitweise überstauten Torfböden und in Schwingrasen. Sie gilt als Kennart des Caricetum limosae (Rhynchosporion albae). Sie bildet ein meterlang zusammenhängendes Ausläufersystem. An jedem 4. bis 8. Knoten der Ausläufer entsteht ein Seitentrieb, der bogenförmig aufsteigt und in Laub- und Blütentriebe auswächst. Auch der Hauptstrang des Ausläufers endet in einem Laubtrieb. Nahezu an jedem Knoten der Ausläufer entstehen mehrere lange, bis 1 mm dicke Wurzeln und außerdem ein Bart von hauchdünnen, kurzen Sproßwurzeln. Die Wurzeln sind weiß und wenig verzweigt. Die aufsteigenden Triebe sind nur spärlich mit kurzen, dünnen Wurzeln besetzt. Im Vergleich zu den oberirdischen Sproßtrieben ist die Art sehr stark bewurzelt.

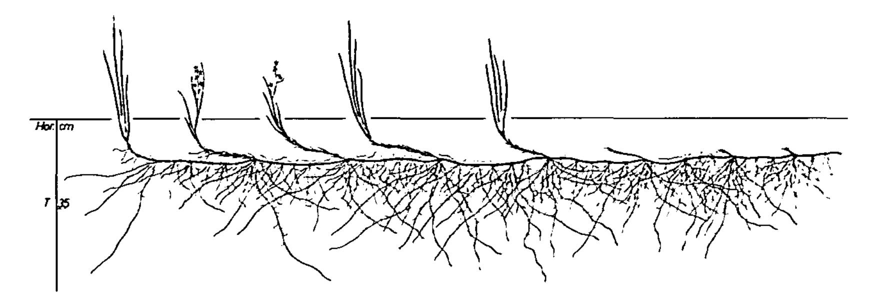


Abb. 221: Blasensimse *Scheuchzeria palustris*, auf *Sphagnum*-Torf in einem Zwischenmoor (verlandeter See), das durchsetzt ist mit Schwingrasen, Naturreservat Miassowo, Südural, ca. 350 m NN.

Die **Schlamm-Segge** *Carex limosa* (Abb. 222) ist ein Eiszeitrelikt. Sie kommt selten in Schlenken von Flach-, Zwischen- und Hochmooren auf staunassen, zeitweise überstauten, nährstoff- und basenarmen Torfböden vor. Sie gilt als Kennart des Caricetum limosae (Rhynchosporion albae). Sie bildet lange, sympodial fortwachsende Ausläufer. Die alten Ausläuferabschnitte liegen meist deutlich tiefer als die jungen, an denen Laub- und Blütentriebe entstehen. Die Pflanze scheint mit dem Aufbau des Moores mitzuwachsen. Die rel. dicken und langen Sproßwurzeln entstehen an den Verzweigungsstellen der Ausläufer. Die Wurzelstränge sind sehr reich feinverzweigt.

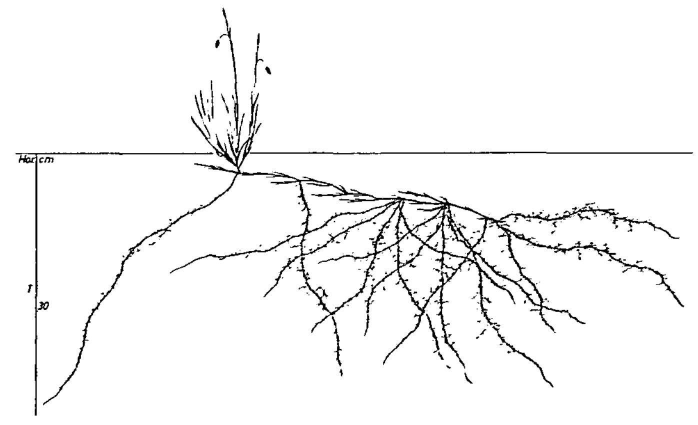


Abb. 222: Schlamm-Segge *Carex limosa*, Zwischenmoor, Spintikteich, westlich Klagenfurt, ca. 600 m NN, Hor.: T *Sphagnum*-Torf, ab 15 cm Tiefe Wasser.

Die **Alpen-Haarbinse** *Trichophorum alpinum* (Abb. 223) wächst zwar noch in Moorschlenken und vor allem in vernäßten Moorrand-Ges., doch dringt sie bereits in oberbodentrockenere Moor-Ges. ein. Sie gilt daher nur als Kennart der Scheuchzerio-Caricetea fuscae. Sie bildet mittellange, sehr kurzgliedrige, bis ca. 3 mm dicke, braune, knapp unter der Bodenoberfläche plagiotrop fortwachsende Grundachsen. An ihrer Oberseite entspringen die steif aufwärts wachsenden Blatt- und Blütentriebe. An der Unterseite entstehen die rel. kurz bleibenden, gelbbraunen, wenig verzweigten, drahtigen Sproßwurzeln. Sie breiten sich vorwiegend seitwärts im Boden aus und erreichen daher nur geringe Tiefen.

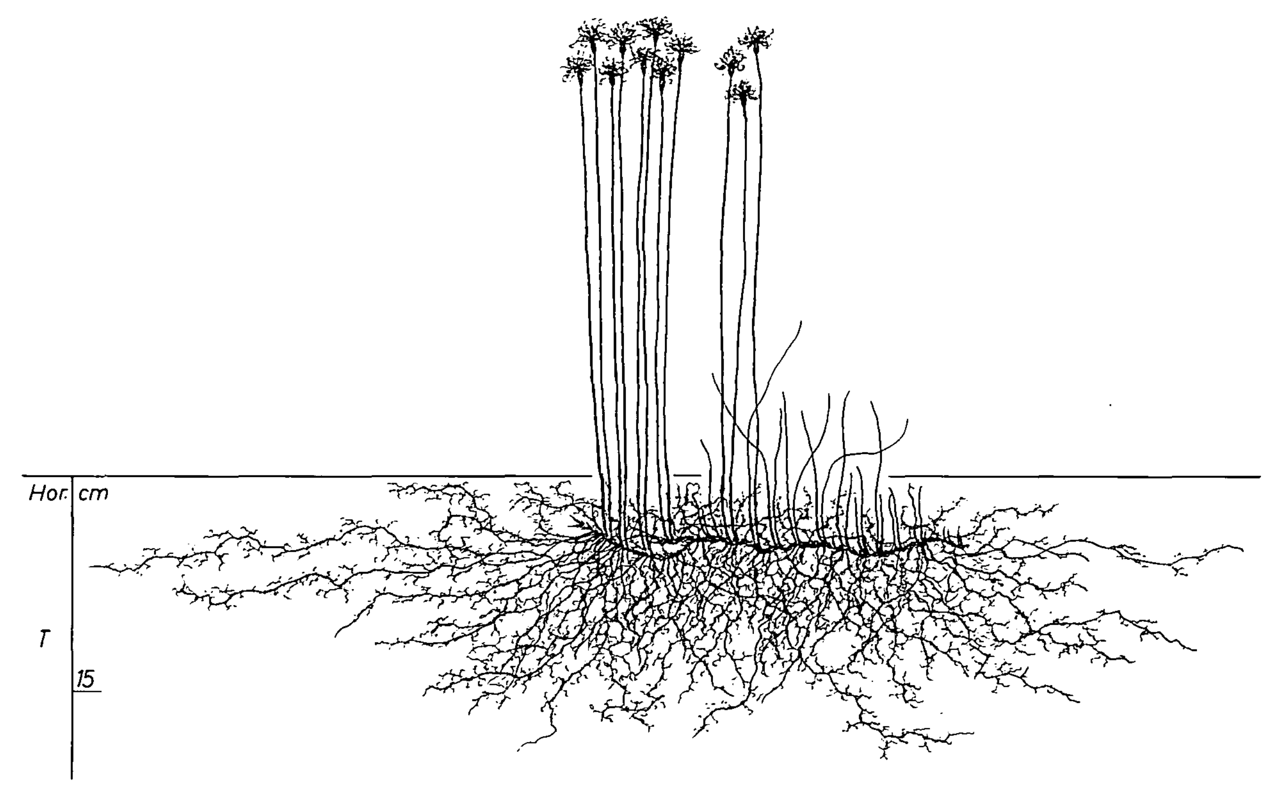


Abb. 223: Alpen-Haarbinse *Trichophorum alpinum*, auf *Sphagnum*-Torf, am Rand einer Moorschlenke, Spintikteich, westl. Klagenfurt, ca. 600 m NN.

Die **Davall-Segge** *Carex davalliana* (Abb. 224) kommt von der kollinen bis in die subalpine Stufe vor. Ihre Wuchsorte sind kalkhaltige Flach- und Quellmoore auf stau- oder sickernassen torfigen Böden. Sie gilt als Kennart des Caricetum davallianae (Caricion dav.). Durch die etagenförmig aufgebauten Bestockungstriebe wächst die Pflanze mit dem Moor nach oben. Das Tiefenstreben der Wurzeln wird durch die Erwärmung und Abtrocknung der oberen Torfschichten während der warmen Jahreszeit begünstigt. Die Wurzeln sind hell- bis dunkelbraun. Nähere Beschreibung bei KUTSCHERA & LICHTENEGGER (1982).

Die Niedermoorflächen außerhalb ihrer rinnenförmigen Vertiefungen sind in der warmen Jahreszeit länger oberbodentrocken. Die Arten, die auf den höher liegenden Moorflächen wachsen, sind daher wesentlich stärker bewurzelt. Ein anschauliches Beispiel dafür ist, neben den bereits beschriebenen Arten, die Braune Knopfbinse.

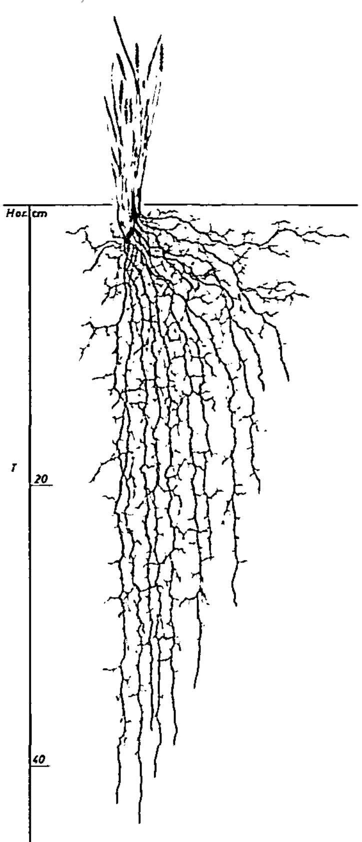


Abb. 224: Davall-Segge *Carex davalliana*, männliche Pflanze im Davall-Seggen- Niedermoor; Keutschacher Moor, Kärnten, 500 m NN. Hor.: T Torf.

Die **Braune Knopfbinse** *Schoenus ferrugineus* (Abb. 225) tritt innerhalb der basenreicheren Flachmoor-Ges. auf staunassen Niedermoorböden stellenweise massenhaft auf. Sie gilt regional als Kennart des Primulo-Schoenetum (Caricion dav.). Wenn die Knopfbinsen-Bestände nicht jährlich gemäht werden, verwandeln sich die blumenreichen, rasigen Kalk-Kleinseggenriede in wenigen Jahren in artenarme dicht horstige, schwer begehbare, dunkelgrüne bis dunkelbraune, ungepflegt aussehende Bestände. Arten des Bruchwaldes können in diesen Beständen infolge ihres dichten Schlusses nur schwer aufkommen. Die Grundachsen der Braunen Knopfbinse wachsen stockwerkartig nach oben, indem sie an der Basis der Laubtriebe in kurzen Abständen aufstrebende Achsentriebe entwickeln. Infolge ihres dichten Standes entstehen große bultartig aussehende, äußerst feste Horste. Die Sproßwurzeln entspringen am Grunde der Sproßtriebe und verteilen sich so fast auf den ganzen unterirdischen Teil des Horstes. Die meisten Wurzeln befinden sich aber trotzdem am Grunde des Horstes. Die Wurzeln sind hell- bis dunkelbraun, drahtig und wenig feinverzweigt.

Die **Schwarze Knopfbinse** *Schoenus nigricans* (Abb. 226) kommt seltener, meist aber gesellig in Kalk- Kleinseggenrieden auf Torfboden vor. Sie gilt als Kennart des Orchi-Schoenetum nigricantis (Euphorbion latifoliae), in das als Zeichen zeitweise länger währender Oberbodentrockenheit bereits zahlreich Molinion-Arten eindringen. An der nördlichen Adriaküste, in Bibione, bildet sie hinter dem Meerstrand auf grundfeuchtem, salzbeeinflußtem Sand lockere bis dichte Bestände. Sie wächst wie die Braune Knopfbinse horstförmig. Die Horste sind aber nicht stockwerkartig aufgebaut. Die Sproßwurzeln treten daher nur am Grunde der Horste gehäuft auf. Sie sind weißgelb bis hellbraun, lang und wenig verzweigt.

Abb. 225: Braune Knopfbinse *Schoenus ferrugineus*, auf Niedermoor-Torf, Leisbach, westlich Klagenfurt, ca. 490 m NN.

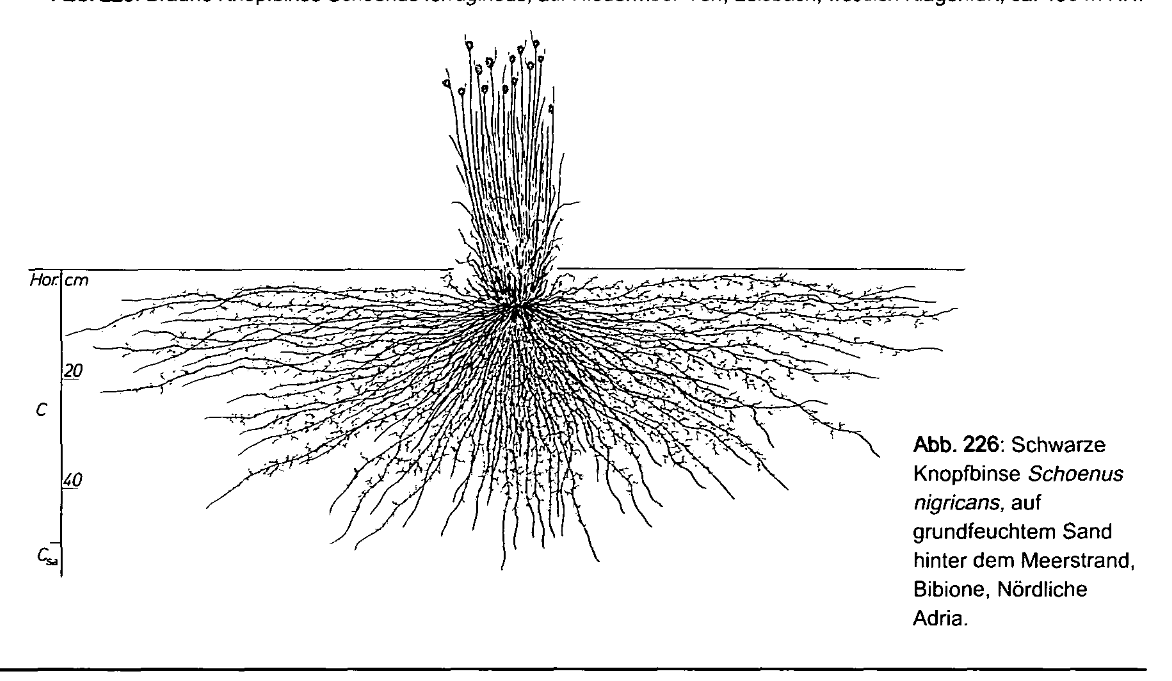


Abb. 226: Schwarze Knopfbinse *Schoenus nigricans*, auf grundfeuchtem Sand hinter dem Meerstrand, Bibione, Nördliche Adria.

5.2.1.1.4. Bewurzelung von Pflanzen der Zwischenmoore

Mit fortschreitendem Aufbau der Torfschichten im Zuge der Verlandung verwandelt sich das Niedermoor allmählich in ein Zwischenmoor. Auf diesem baut sich in wärmeren Gebieten ein Bruchwald oder in kühlen Lagen ein Hochmoor auf. Im Zwischenmoor herrschen von den Holzgewächsen die Sträucher vor. Aufkommende Bäume wie vor allem die Moor-Kiefer bleiben klein. Die Bewurzelung dieser Holzgewächse ist auffallend flach. Sie beschränkt sich auf die obersten Torfschichten, die vorwiegend stauwasserfrei sind und die sich im Sommer am stärksten erwärmen. Der kümmerliche Wuchs dieser Holzgewächse ergibt sich aus der Nährstoffarmut des Torfbodens.

Die **Rosmarin-Kriech-Weide** *Salix repens* ssp. *rosmarinifolia* (Abb. 227) wächst in Kärnten häufig in oberbodentrockenen Niedermooren oder in weniger stark mit Holzgewächsen bestockten Zwischenmooren. Sie gilt als Kennart des Betulo - Salicetum repentis (Salicion cinereae). In den Berglagen, wie auf der Gerlitze bei Villach, dringt sie bis in die subalpine Stufe vor. Aus dem kurzen, niederliegenden Stamm gehen dicht gedrängt aufwärts wachsende Sproßtriebe und sproßbürtige Wurzeln hervor. Die Hauptbewurzelung erfolgt aber durch das erhalten bleibende Polwurzelsystem. Die Polwurzel bleibt gegenüber den kräftigen Seitenwurzeln in ihrem Wachstum zurück. Die Wurzelstränge breiten sich in den obersten Torfschichten aus, die am stärksten abtrocknen. Die Faserwurzeln treten auffallend nestartig gehäuft auf. Die Wurzelfarbe ist schwarzbraun.

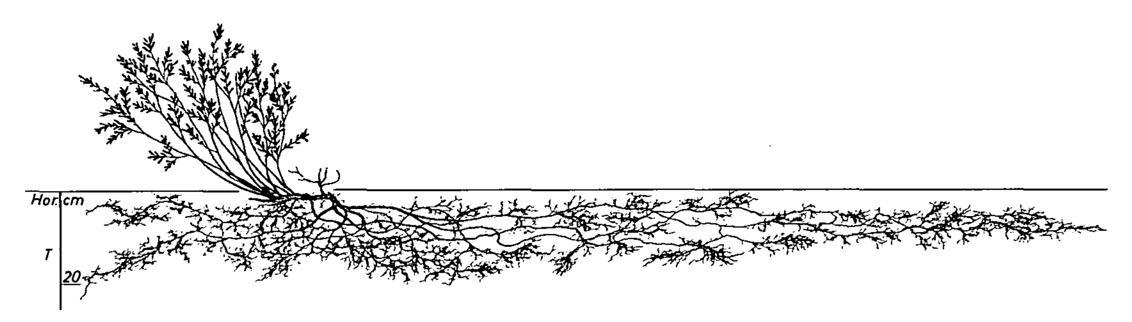


Abb. 227: Rosmarin-Kriech-Weide *Salix repens* ssp. *rosmarinifolia*, Polwurzel-Sproßwurzelpflanze, auf oberbodentrockenerem Niedermoor, Keutschacher Moor, Kärnten, 490 m NN, Hor.: T moderiger Torf.

Die **Strauch-Birke** *Betula humilis* (Abb. 228) wächst in Österreich nur in Kärnten, in der Steiermark und in Oberösterreich (ADLER et al., 1994). Sie tritt stellenweise bestandbildend in Flachmooren und in Zwischenmooren auf moderigem Torfboden auf. Im Keutschacher Moor in Kärnten ist sie in dichten Schilfbeständen, in Groß- und Kleinseggenbeständen und in geschlossenen *Sphagnum*-Teppichen zu finden. OBERDORFER (1994) bezeichnet sie als Zwischenmoorpflanze. Dementsprechend gilt sie als Kennart des Betulo - Salicetum repentis (Salicion cinereae). Die Polwurzel verkümmert oder stirbt überhaupt ab. An der Basis der aufsteigenden Sproßtriebe entstehen kräftige Sproßwurzeln, die sich knapp unter Flur weit seitwärts ausbreiten. Ihre Verzweigung ist mäßig stark. Infolge des feuchteren, bodennahen Klimas unter dem Blätterdach kann sich bis hinauf zu den belaubten Trieben ein *Sphagnum*-Polster aufbauen. In diesem Polster bilden die Sproßtriebe zahlreiche Wurzeln, die aber kurz und dünn bleiben. Die Wurzelfarbe ist unter Flur schwarzbraun, im *Sphagnum*-Polster rotbraun.

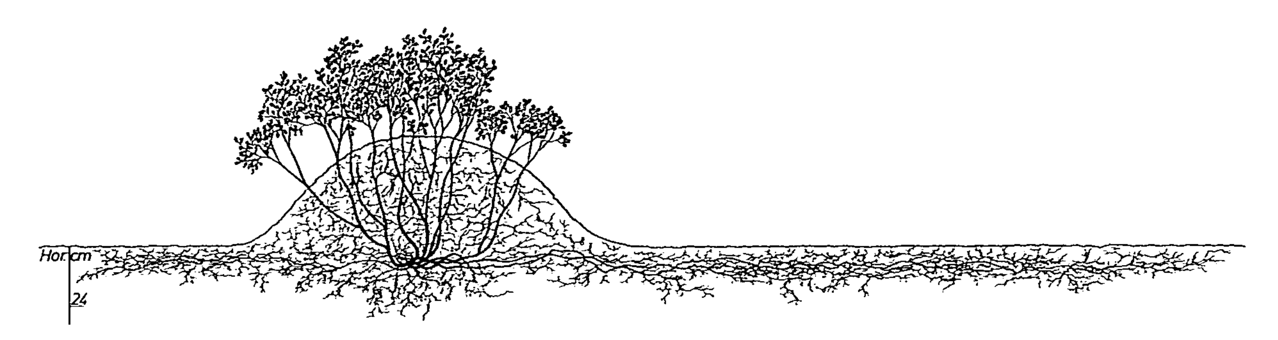


Abb. 228: Strauch-Birke *Betula humilis,* Zwischenmoor, Keutschacher Moor, 490 m NN. Hor.: T Torf unter *Sphagnum*-Auflage.

Die **Zwerg-Birke** *Betula nana* (Abb. 229) kommt auf offenen Hochmoorbulten, in Bruchmooren und in Zwergstrauchheiden vor. In der Turrach in Kärnten wächst sie in der subalpinen Stufe bestandbildend im Einströmungsbereich der Seenverlandungen und auf Hangstufen in Quellmooren, die von der Grün-Erle umsäumt sind. Die Polwurzel stirbt frühzeitig ab. An den niederliegenden Sprossen entspringen einige bis 3 mm dicke Wurzeln, die knapp unter Flur seitwärts verlaufen. Am Grunde der aufstrebenden Sproßverzweigungen entstehen bis ca. 1 mm dicke Wurzeln. Die Verzweigung erfolgt bis zu Wurzeln 3. Ordnung. Die Wurzeln 2. und 3. Ordnung sind von Pilzhyphen durchzogen und deshalb endwärts keulig verdickt (METSÄVAINIO, 1931). Die Wurzelfarbe ist dunkelbraun bis schwarz.

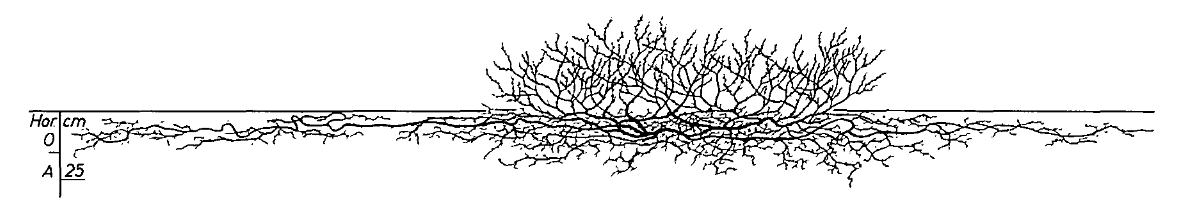


Abb. 229: Zwerg-Birke *Betula nana,* Hang-Quellmoor, Turrach, 1810 m NN. Hor.: O Moderauflage, A Anmoor.

Der **Faulbaum** *Frangula alnus* (Abb. 230) kommt in Bruchwäldern, in Auwäldern, in Weidengebüschen, in Eichen - Kiefern- und in Eichen - Buchen-Wäldern auf wechselnassen bis wechselfeuchten, sauren Mineral- oder Torfböden vor. Im Bereich der Verlandungsbestände kennzeichnet er die trockeneren Standorte, auf denen die Arten der Bruch- oder der Auwälder am raschesten aufkommen können. Entsprechend seiner Vorliebe für trockeneren Oberboden wächst der Stamm durchwegs aufrecht. Auf Torfböden verliert die Polwurzel sehr rasch ihre Vorwüchsigkeit. Ihre kräftigen Seitenwurzeln breiten sich in weitem Umkreis knapp unter Flur seitwärts aus. Auch bei dieser Art treten auf Torfböden die feinen Wurzeln oft nestförmig gehäuft auf. Die Farbe der Wurzeln ist rotbraun bis dunkelbraun.

Von der **Rot-Föhre** *Pinus sylvestris* (Abb. 231) kommt der Ökotyp Moor-Kiefer in kümmernder Form in Zwischenmooren vor. Die Polwurzel bleibt stets erhalten. Sie verjüngt sich aber sehr rasch und verzweigt sich schon nahe dem Wurzelhals in annähernd gleich dicke Seitenwurzeln. Die Wurzelstränge breiten sich knapp unter Flur weit seitwärts aus. Ihre Feinverzweigung ist gering. Ein derart flacher Wurzelverlauf wurde bei der Rot-Föhre in Schweden

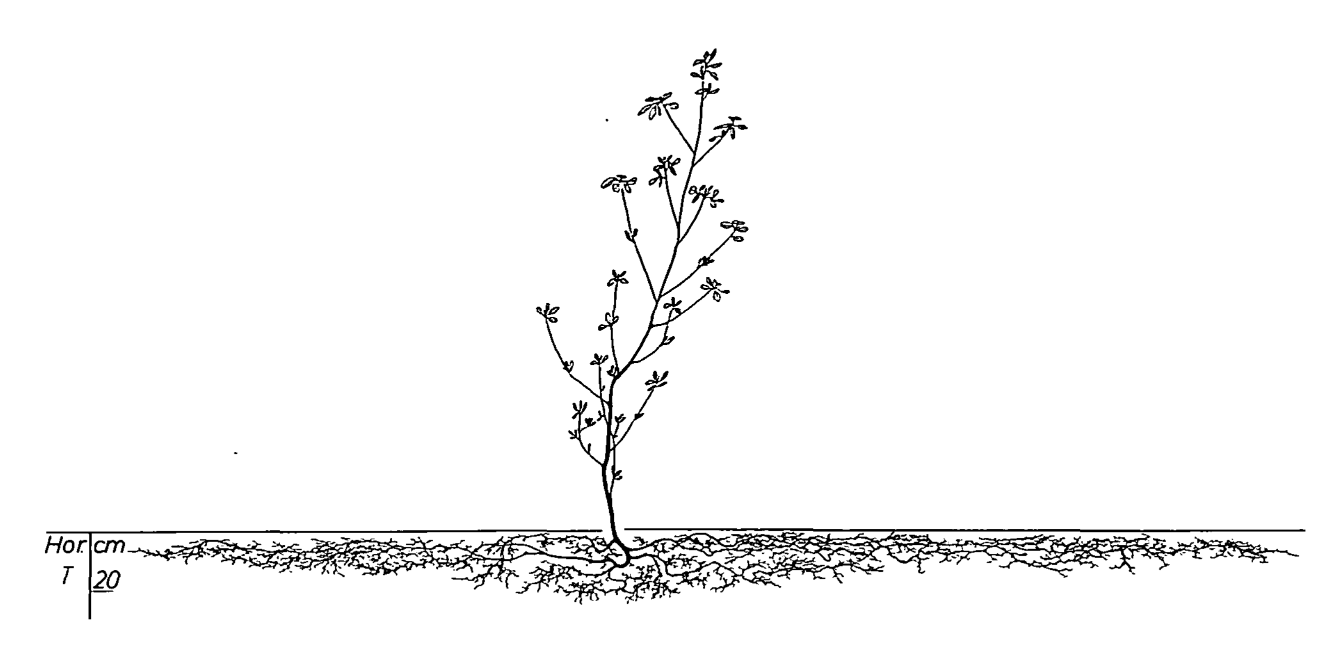


Abb. 230: Faulbaum *Frangula alnus*, auf Zwischenmoor, Hafner See, Kärnten, 500 m NN. Hor.: T moderiger Torf.

auch auf sandigem Podsol festgestellt (Abb. 66). Der Grund für den flachen Wurzelverlauf ist dort die geringe Bodenerwärmung, die nur geringe Temperaturschwankungen im Boden bedingt. Auf Zwischenmoor ist es das hoch anstehende Grundwasser, das ebenfalls ausgleichend auf die Temperaturschwankungen im Boden wirkt.

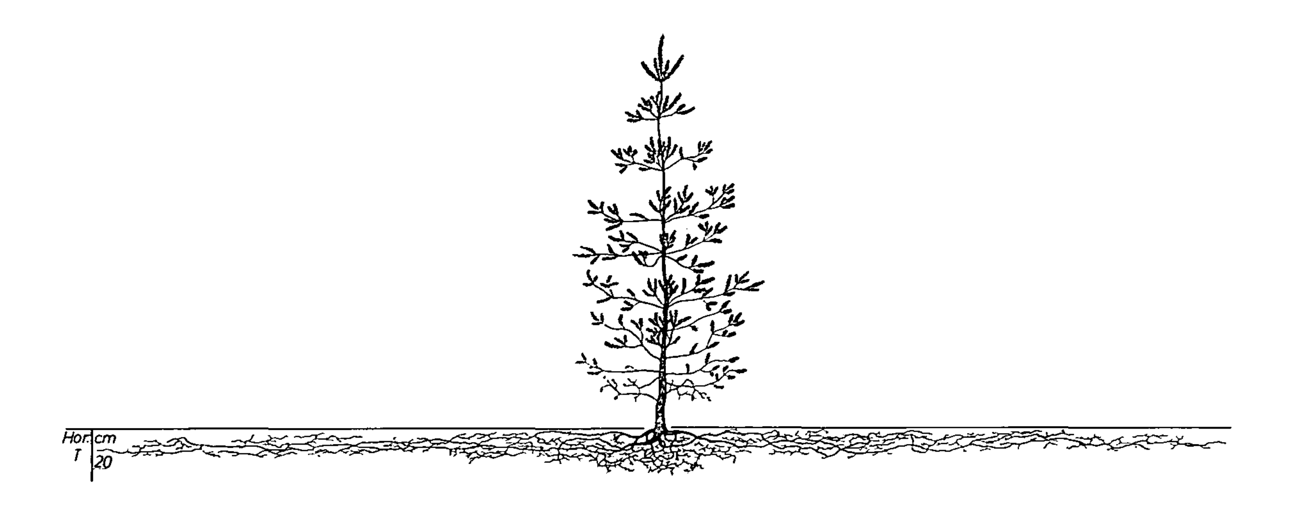


Abb. 231: Rot-Föhre *Pinus sylvestris*, auf Zwischenmoor, Keutschacher Moor, Kärnten, 490 m NN.

5.2.1.1.5. Bewurzelung von Pflanzen der Hochmoore

Hochmoore entwickeln sich auch außerhalb grundwassernasser Standorte. Sie werden deshalb diesem Kapitel zugeordnet, weil zwischen Niedermooren, Zwischenmooren und Hochmooren enge floristische Beziehungen bestehen.

Hochmoore entwickeln sich in Tieflagen nur in sommerkühlen, luftfeuchten Gebieten, in denen die Verdunstung wenigstens in den Übergangsjahreszeiten sehr eingeschränkt ist und in denen die Bildung von Bodennebel häufiger wird. In den kühlen, sehr oft überfeuchteten Böden verringert sich die Mineralisierung der Pflanzenrückstände stark. Es kommt immer mehr zur Ansammlung unvollständig zersetzter org. Substanz. Diese bewirkt auf Landböden eine zunehmende Isolierung der Pflanzen vom mineralischen Boden. Die Folge ist ein Aufkommen von Torfmoosen. Das Ergebnis dieses Vorganges sind in Norddeutschland meterhohe Hochmoorschichten über podsolierten, grundwasserfreien Sandböden. Hochmoore können sich bei ausreichender Bodenkühle auch über Zwischenmooren bilden. Im wesentlichen erfolgt auch hier die Verdrängung der ursprünglichen Moorvegetation durch eine lückenlose Vermoosung durch *Sphagnum*-Arten. In den *Sphagnum*-Polstern wachsen Blütenpflanzen, die für Hochmoore kennzeichnend sind.



Abb. 232: **Links:** Zwischenmoor mit *Ledum palustre* und *Chamaedaphne calyculata*, Seenverlandung, Südural. **Rechts:** Hochmoor über Podsol, Norddeutschland. Fotos: Lichtenegger

Der **Rundblättrige Sonnentau** *Drosera rotundifolia* (Abb. 233) wächst vorwiegend in der montanen Stufe in Flach-, Zwischen- und Hochmooren, an Grabenrändern und in Quellfluren. Am häufigsten kommt er aber auf Hochmooren vor. Er gilt deshalb als Kennart der Oxycocco -Sphagnetea. Die Grundachse wächst mit dem *Sphagnum*-Polster nach oben. Der Stockwerkaufbau ist deutlich an den abgestorbenen Blattrosetten im Torf zu erkennen. Die Sproßwurzeln häufen sich im Bereich der Blattrosetten. Sie sind kurz und vorwiegend seitwärts ausgebreitet.

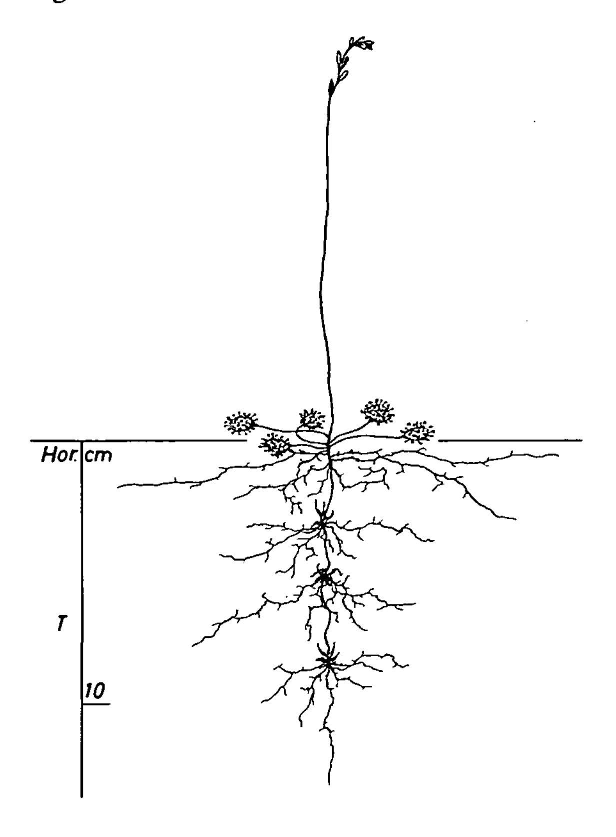


Abb. 233: Rundblättriger Sonnentau *Drosera rotundifolia*, auf Hochmoor, Irdning, Steiermark, 610 m NN, Hor.: T Torf.

Die **Moor-Preiselbeere** oder Moosbeere *Vaccinium oxycoccos* (Abb. 234) wächst vorwiegend in Hochmoor-Gesellschaften. Sie gilt daher als Kennart der Sphagnetalia. Die Pflanze wurzelt in Torfmoosen. Wohl deshalb bezeichnet sie OBERDORFER (1994) als Rohhumuswurzler. Von den meterlangen Kriechtrieben verlaufen die älteren Teile im abgestorbenen *Sphagnum.* Nur die jüngeren Abschnitte mit den kriechenden Laubsprossen durchziehen die lebenden *Sphagnum*-Polster. Die Kriechsprosse sterben abschnittweise ab. Ein Seitensproß setzt den Kriechsproß fort. Die Sproßwurzeln entspringen einzeln oder leicht gebündelt an den Kriechtrieben. Die ebenfalls kriechenden Laubtriebe sind in der Regel nicht bewurzelt. Die dünnen Sproßwurzeln sind in viele lange, fadendünne Seitenwurzeln verzweigt. Die Torfschichten werden so von einem dichten Wurzelnetz durchzogen. Die 1-1,3 mm dicken Kriechsprosse und die dünnen Wurzeln sind hellbraun.

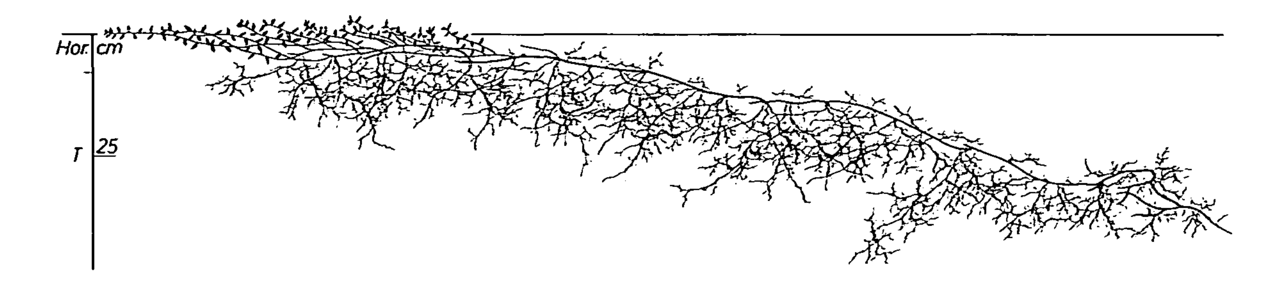


Abb. 234: Moor-Preiselbeere *Vaccinium oxycoccos*, im Hochmoor bei Irdning, Steiermark, Hor.: T wenig zersetzter Sphagnum-Torf, 660 m NN.

Die **Rosmarinheide** *Andromeda polifolia* (Abb. 235) kommt in moorigen Nadelwäldern, in Zwischenmooren und vor allem auf Hochmoor vor. Sie gilt ebenfalls als Kennart der Sphagnetalia. Die Armut der *Sphagnum*-Torfböden an Mineralstoffen und besonders an Stickstoff kommt in dem pseudoxeromorphen Bau der Art (strukturelle Anpassung der Organe nicht an die Trockenheit, sondern an den Nährstoffmangel) deutlich zum Ausdruck. OBERDORFER (1994) bezeichnet die Rosmarinheide als Humuskriecher. Zutreffender wäre die Bezeichnung Torfkriecher. Jedenfalls soll daraus hervorgehen, daß die Pflanze in der Regel nicht mit dem Mineralboden in Berührung kommt. An den jüngeren Teilen der lang hinkriechenden Grundachsen zweigen nach oben wachsende Laubtriebe ab. Die alten, verholzten, dickeren Teile des Grundachsengeflechtes sind häufig noch auffindbar. Die Grundachsen sind durchwegs rel. dicht mit Sproßwurzeln besetzt. Diese breiten sich vorwiegend in den oberen, trockeneren Torfschichten aus. Nur einige dringen etwas tiefer ein. Die Wurzeln sind dunkelbraun bis schwarz.

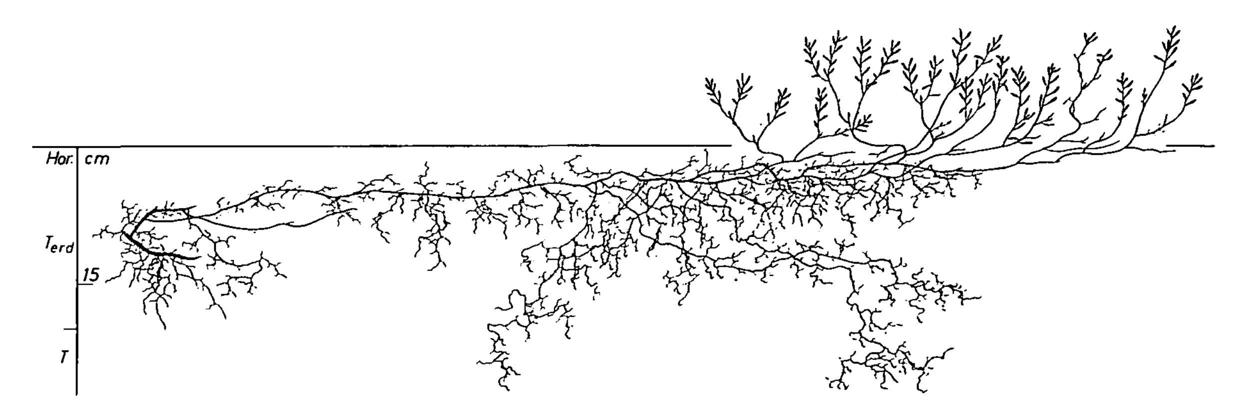


Abb. 235: Rosmarinheide *Andromeda polifolia*, auf Heidemoor über sandigem Humuspodsol, Jädraas, Schweden, SH 200 m. Hor.: T_{erd} vererdeter Torf, T Torf. Pflanzenbestand wie bei *Rubus chamaemorus*.

Die **Moltebeere** *Rubus chamaemorus* (Abb. 236) wächst in Nord- und Nordost-Europa vor allem in Zwischen- und Hochmooren, aber auch in feuchten Wald- und Heidegesellschaften. In Skandinavien liefert sie ein begehrtes Beerenobst. Sie entwickelt ein reich verzweigtes Ausläufersystem, das etwas tiefer unter Flur weit hinkriecht. Die Endabschnitte der Ausläufer und ihre Seitentriebe wachsen zu aufwärts gerichteten, oft gabelig verzweigten Laubsprossen aus. Die Sproßwurzeln entspringen zu 1-5 an den Ausläuferknoten. Sie wachsen durchwegs nach unten und reichen auf Torfböden zum Teil bis in den Mineralboden hinab. Ihre Feinverzweigung ist rel. hoch.

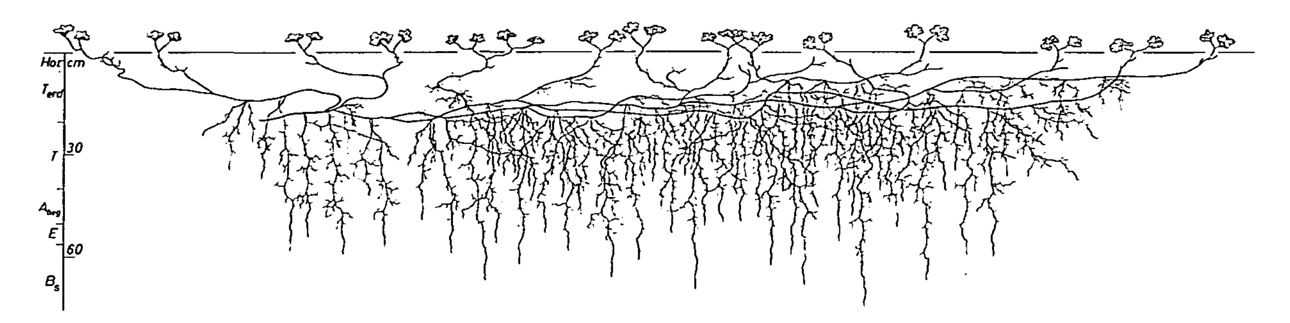


Abb. 236: Moltebeere *Rubus chamaemorus*, auf Heidemoor über sandigem Humuspodsol, Jädraas, Schweden, SH 200 m. Hor.: T_{erd} vererdeter Torf, T Torf 5YR 2/2, A_{beg} humoser Sand, dicht 5YR 2/1, E gebleichter Sand, B_s rostfarbiger Sand. Pflanzenbestand: 5 *Sphagnum*, 3 *Vaccinium uliginosum*, 2 *Calluna vulgaris, Pinus sylvestris, Vaccinium myrtillus*, 1 *Empetrum nigrum, Rubus chamaemorus, Eriophorum vaginatum*, + *Vaccinium vitis-idaea, V. oxycoccos, Betula verrucosa, Andromeda polifolia.* Bodentemperaturen am 18.8.88., 14.30 Uhr, 1. Zahl Bodentiefe cm, 2. Zahl °C: 0/16,4, 10/14,8, 30/12,7, 45/12,3, 60/13, 80/13,4, 100/12,8, 110/11,2.

Der **Sumpf-Porst** *Ledum palustre* (Abb. 237, 238) kommt in Mitteleuropa sehr vereinzelt in moorigen Kiefernwäldern und in Hochmooren vor. Er gilt als Kennart des Ledo - Sphagnetum (Sphagnion mag.). In Schweden und in der Taiga ist er in Kiefern- und Fichtenwäldern auf moorigem Boden häufig, manchmal sogar bestandbildend anzutreffen. Seine schmalen, langen Blätter sind ebenfalls ein Zeichen von Pseudoxeromorphie. OBERDORFER (1994) bezeichnet ihn als Rohhumuswurzler. Bei flachgründigeren Humushorizonten können die Wurzeln auch in den Mineralboden vordringen. Die Polwurzel stirbt in der Regel ab. Aus der gestauchten Grundachse oder an den älteren Teilen der niederliegenden Sprosse entspringen einige kräftige Wurzeln, die sich vorwiegend seitwärts ausbreiten. Ihre Feinverzweigung ist rel. hoch. Die Wurzeln sind rotbraun.

Die **Schwarze Krähenbeere** *Empetrum nigrum* (Abb. 239) wächst in bodensauren Zwergstrauchheiden und in Hochmooren, in anmoorigen Kiefernwäldern und in Kiefernwäldern über sandigem Podsol. Die Pflanze bildet ein weit verzweigtes, knapp unter Flur weit hinkriechendes Grundachsensystem. Die Bezeichnung Wurzelkriecher (OBERDORFER, 1994) ist daher nicht zutreffend. Die jungen Grundachsenabschnitte wachsen in aufstrebende Blattsprosse aus. Entlang den kriechenden Grundachsen entspringen vor allem im Bereich von Verzweigungen Sproßwurzeln. Sie wachsen vorwiegend abwärts, erreichen aber keine größeren Tiefen. OBERDORFER (1994) gibt ein Tiefenwachstum bis zu 50 cm an. Die Feinverzweigung der schwarzbraunen Wurzeln ist mäßig stark. Die dünnen Wurzeln sind mit Pilzhyphen durchsetzt.

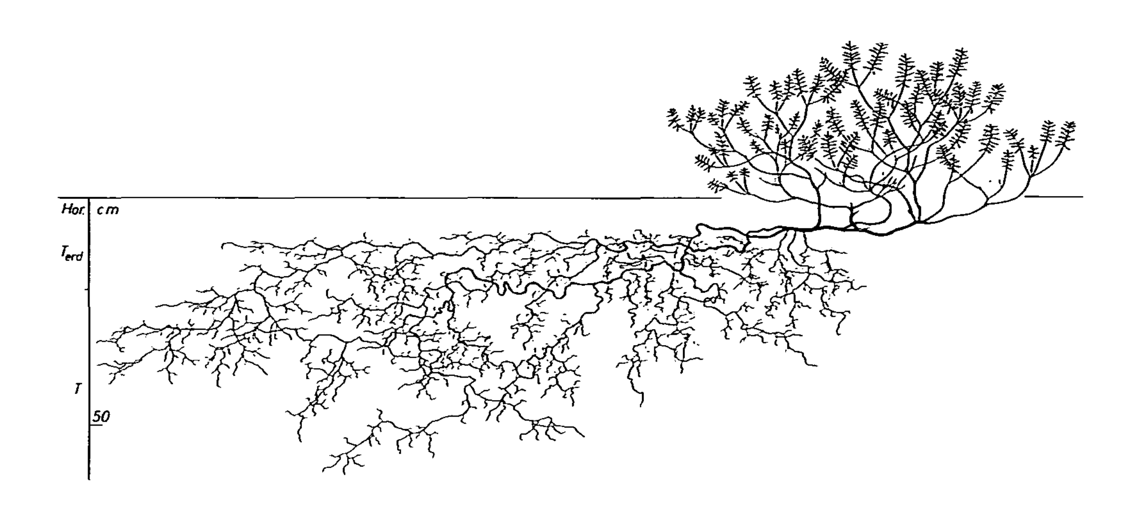


Abb. 237: Sumpf-Porst *Ledum palustre*, auf *Sphagnum*-Torf, Jädraas, Schweden, SH 200 m. Hor.: T_{erd} vererdeter Torf, T Torf. Pflanzenbestand: 5 *Sphagnum*, 3 *Calluna vulgaris*, 2 *Ledum palustre*, *Betula humilis*, 1 *Andromeda polifolia*, + *Vaccinium oxycoccos*, *Epilobium angustifolium*.

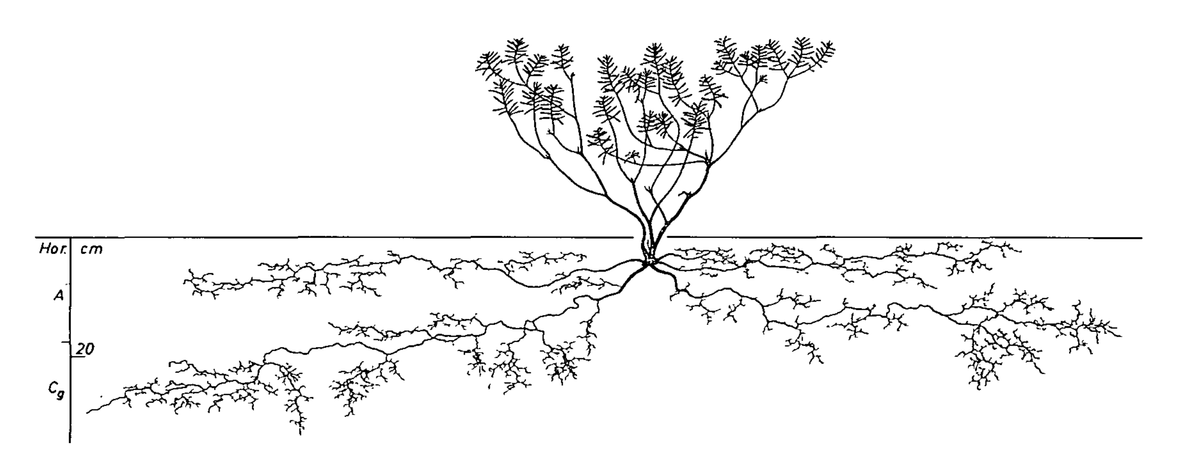


Abb. 238: Sumpf-Porst *Ledum palustre*, im anmoorigen Kiefernwald, Jädraas, Schweden, SH 200 m. Hor.: A Anmoor, C_g grundfeuchter Sand.

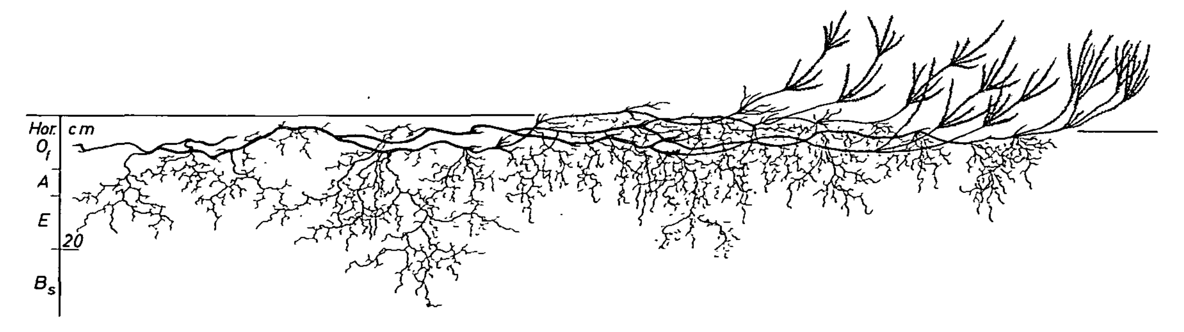


Abb. 239: Schwarze Krähenbeere *Empetrum nigrum*, in lichtem Kiefernwald auf Podsol, Jädraas, Schweden, SH 200 m. Hor.: O_f Moderauflage, A moderreicher Sand, E gebleichter Sand, B_s rostfarbiger Sand.

Die **Moor-Nebelbeere** *Vaccinium uliginosum* (Abb. 240) kommt vor allem in Kiefern- und Birkenmooren, aber auch in bodensauren Kiefern- und Fichtenwäldern sowie in Zwergstrauchheiden vor. Die verholzte Grundachse kriecht teilweise über Flur, teilweise knapp unter Flur. Die jungen Achsenabschnitte wachsen zu aufstrebenden Laubtrieben aus. Die Sproßwurzeln entspringen büschelweise besonders an den Abzweigungsstellen der Grundachsen. Sie sind vorwiegend abwärts gerichtet. Die Bewurzelung bleibt aber auf die oberen, wärmeren und trockeneren Bodenschichten beschränkt. Die Feinverzweigung der Wurzeln ist mäßig stark. Die dünnen Wurzeln enthalten Pilzhyphen.

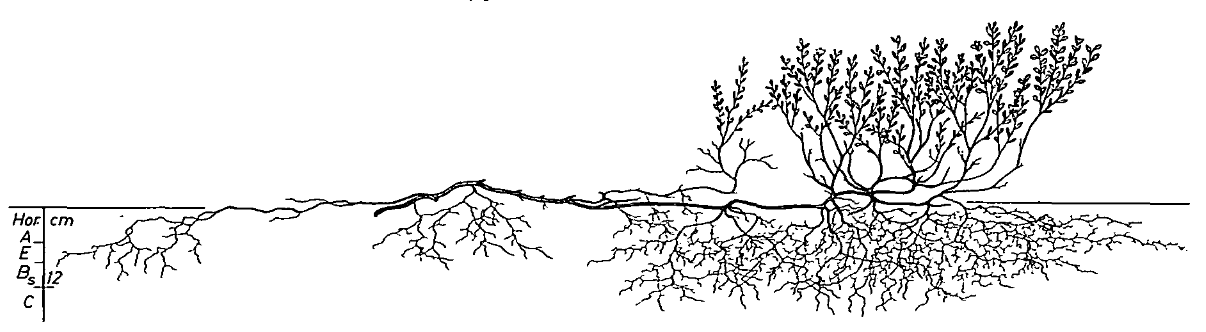


Abb. 240: Moor-Nebelbeere *Vaccinium uliginosum*, in lückigem Kiefernwald auf Podsol, Jädraas, Schweden, SH 200 m. Hor.: A feinmoderreicher Sand, E gebleichter Sand, B_s rostroter Sand, C Sand.

5.2.1.2. Bewurzelung von Pflanzen feuchter Lebensräume

Der Wasserhaushalt der Mineralböden feuchter Lebensräume ist durch mehr oder weniger starke Wechselfeuchte gekennzeichnet. Die Böden sind zeitweise bis in die Krume überfeuchtet und zeitweise in den obersten Schichten frisch oder mäßig stark halbtrocken. Diese Feuchteschwankungen werden von einem verschieden hohen Grundwasserstand oder von einem Rückstau des Niederschlagswassers über nicht oder schwer wasserdurchlässigen Bodenschichten verursacht. Es wird daher im gegenständlichen Fall zwischen Grundfeuchte und Staufeuchte unterschieden. Eine gewisse Wechselfeuchte entsteht auch dadurch, daß die obersten Schichten feinsedimentreicher oder humusreicher Böden nach ergiebigem Regen und vor allem nach der Schneeschmelze infolge zu geringer Verdunstung in kühlen Gebieten längere Zeit überfeuchtet sind. Man spricht daher von Krumenfeuchte. In allen Fällen kommt es zu einem verschieden stark ausgeprägten Wechsel von Reduktion und Oxydation von Eisenverbindungen im Boden, der besonders entlang von Wurzelröhren zur Rost- und Gleyfleckigkeit in verschiedenen Bodenschichten führt.

In den grundfeuchten Böden, die Grundwassergleyböden genannt werden, kann das Wasser zeitweise bis in die humosen Bodenschichten ansteigen und zeitweise bis unter den durchwurzelten Bodenraum absinken. Auf ihnen stocken die Feuchtwiesen der Moorrandzonen und der Flußtäler.

Auch in den staufeuchten Böden, die nicht oder zumindest kaum unter Grundwassereinfluß stehen, kann das Niederschlagswasser über Staukörpern bis zu den humosen Bodenschichten aufgestaut werden. Sie werden daher als Tagwassergleyböden oder als Pseudogleyböden

bezeichnet. Die Ursache des Wasserstaus sind dicht gelagerte Sedimente in verschiedener Bodentiefe. Am häufigsten kommen diese Böden in Gebieten mit mächtigen Feinsedimentdecken außerhalb der vergletscherten Zonen vor. Ihre Wechselfeuchtigkeit ist umso größer, je wärmer das Gebiet ist. In warmen, humiden Lagen wachsen auf diesen Böden Grünlandbestände, die Pflanzen feuchter und halbtrockener Standorte enthalten.

In den krumenfeuchten Böden besteht weder Grund- noch Tagwasserstau, sondern lediglich eine Wasserübersättigung in den obersten Bodenschichten, die durch lange Schneebedeckung begünstigt wird und die vor allem nach der Schneeschmelze längere Zeit anhält. Die Rost- und Gleyfleckenbildung erfolgt in der Krume von Rasen. Ihre Bildung steht in unmittelbarem Zusammenhang mit langer Schneebedeckung im alpinen Bereich. SOLAR (1981) nennt diese Böden daher nivigene alpine Rasen-Pseudogleye. Die zeitweise Krumenüberfeuchtung wirkt sich übers Jahr in den tieferen Lagen für den Massenwuchs eher günstig aus. Die Hauptverbreitung dieser Böden befindet sich oberhalb der Waldgrenze. Besonders deutlich ausgeprägt sind sie in Verebnungen und vor allem in Muldenlagen, in denen der Schnee länger liegen bleibt. In der subalpinen Stufe finden sich auf diesen Böden besonders die üppiger wachsenden Fettrasen des Poion alpinae. In der alpinen Stufe kommen auf ihnen die Bestände der Schneebodengesellschaften (Salicion herbac.) vor, die wegen der geringeren Bodenerwärmung und der länger andauernden Schneebedeckung nur noch eine sehr geringe Massenproduktion aufweisen.

5.2.1.2.1. Bewurzelung von Pflanzen grundfeuchter Mineralböden

In warmen Gebieten bewirken rel. kurze Phasen der Überfeuchtung bis in die Krume lediglich eine Verzögerung des Wachstumsbeginns im Frühjahr. Nach ausreichender Bodenerwärmung setzt das Wachstum umso kräftiger ein. Die ständig ausreichende Grundfeuchte sichert vor allem tiefer wurzelnden Pflanzen anhaltenden Massenwuchs auch in der warmen, trockeneren Jahreszeit. Unter vergleichbaren Bedingungen sind solche Feuchtwiesen bei Unterlassung der Düngung den Magerrasen grundwasserfreier Böden im Massenwuchs stets überlegen. Durch häufigere Mahd in Verbindung mit einer dem Standort angepaßten Düngung werden solche Feuchtwiesen in wertvolle Wirtschaftswiesen umgewandelt. Dies gilt besonders für die Kohldistelwiesen, in denen durch Düngung vor allem der Wiesen-Schwingel *Festuca pratensis* gefördert wird. Die Bodendurchwurzelung kann bereits bis über 1 m Tiefe reichen. Das Ausmaß der Bewurzelung der Feuchtwiesen-Pflanzen im Vergleich zum Sproß ist häufig höher als jenes der Pflanzen nasser, mooriger Standorte (Abb. 241). Weitere Beispiele dafür sind *Cirsium oleraceum, Angelica sylvestris, Selinum carvifolia, Lychnis flos-cuculi, Filipendula ulmaria, Thalictrum lucidum, Cnidium dubium, Peucedanum officinale* u.a. (KUTSCHERA & LICHTENEGGER, 1992).

In kühlen Gebieten dauert auf grundfeuchten Böden die Überfeuchtung bis in die oberen Bodenschichten viel länger an als in warmen. Es kommt dadurch zu einer deutlichen Verkürzung der Vegetationszeit und zu einer weniger tiefreichenden Bodenerwärmung. Sie findet ihren Ausdruck in einem geringeren Massenwuchs. Auch das Tiefenstreben der Wurzeln ist deutlich geringer (Abb. 242). Kennzeichnend für solche kühlere Feuchtwiesen ist das stärkere



Abb. 241: **Links:** Schwächere Durchwurzelung des nassen anmoorigen Bodens im Bereich der Einströmungszone zum Keutschacher Moor durch die Seltsame Segge *Carex appropinquata*.
Rechts: Stärkere Durchwurzelung des wechselfeuchten Grundwassergley-Aubodens durch die Sumpf-Segge *Carex acutiformis* in einer Feuchtwiese, Irdning. Der mächtige G_o-Hor. mit den streifenförmigen Rostflecken zeigt, daß der mittlere Grundwasserstand bereits unter dem durchwurzelten Bodenraum liegt. Fotos: Lichtenegger

Aufkommen von Schlangen-Knöterich *Polygonum bistorta*. Solche Feuchtwiesen befinden sich im Ostalpenraum häufig in höher gelegenen, als Grünland bewirtschafteten Flußauen, in denen als flußbegleitendes Holzgewächs die Grauerle *Alnus incana* vorkommt (Abb. 243). Nach entsprechender Aufdüngung gehen solche Feuchtwiesen in den stärker kontinental beeinflußten Klimaräumen in Wirtschaftswiesen mit vorwiegend Wiesen-Fuchsschwanz *Alopecurus pratensis* über (KUTSCHERA & LICHTENEGGER, 1982).

Hor. cm
A
A_g
30
G_o

Abb. 242: Schlangen-Knöterich *Polygonum bistorta*, in einer Feuchtwiese im Aubereich der Gurk auf Grundwasser-Gleyauboden, Oberes Gurktal, 1030 m NN. Hor.: A moderhumusreicher sandiger Schluff, Ag humoser sandiger Schluff, rostfleckig, G_o sandiger Schluff, rostfleckig.



Abb. 243: Schwach aufgedüngte Feuchtwiese mit Schlangen-Knöterich *Polygonum bistorta* und hohem Anteil an Wiesen-Fuchsschwanz *Alopecurus pratensis*, auf Grundwasser-Gleyauboden, Raum Irdning, Ennstal. Foto: Lichtenegger

5.2.1.2.2. Bewurzelung von Pflanzen staufeuchter Mineralböden

In warmen Gebieten wird das aufgestaute Niederschlagswasser in Pseudogleyböden rasch verbraucht. Der Überfeuchtung folgt frühzeitig eine stärkere Oberbodentrockenheit. Die Pflanzen begegnen dieser starken Wechselfeuchte, indem sie sich im Stauraum des Bodens intensiv bewurzeln, zumal ein tiefes Eindringen der Wurzeln infolge des Staukörpers schwer möglich ist. Die starke Wechselfeuchte dieser Böden können von den Gräsern besonders die Gewöhnliche Rasenschmiele *Deschampsia cespitosa* und auch der Rohr-Schwingel *Festuca arundinacea* gut ertragen. Von den Kräutern sind dazu vor allem die Brenndolde *Cnidium dubium,* der Echte Haarstrang *Peucedanum officinale,* das Knollen-Mädesüß *Filipendula vulgaris* u.a. befähigt (Abbildungen bei KUTSCHERA & LICHTENEGGER, 1982, 1992). Auch Gräser von Halbtrockenrasen, die in den oberen Bodenschichten große Wurzelmassen bilden, wie die Aufrechte Trespe *Bromus erectus* können auf solchen Böden bei ausreichender Wärme und ausreichendem Basengehalt zur Vorherrschaft gelangen.

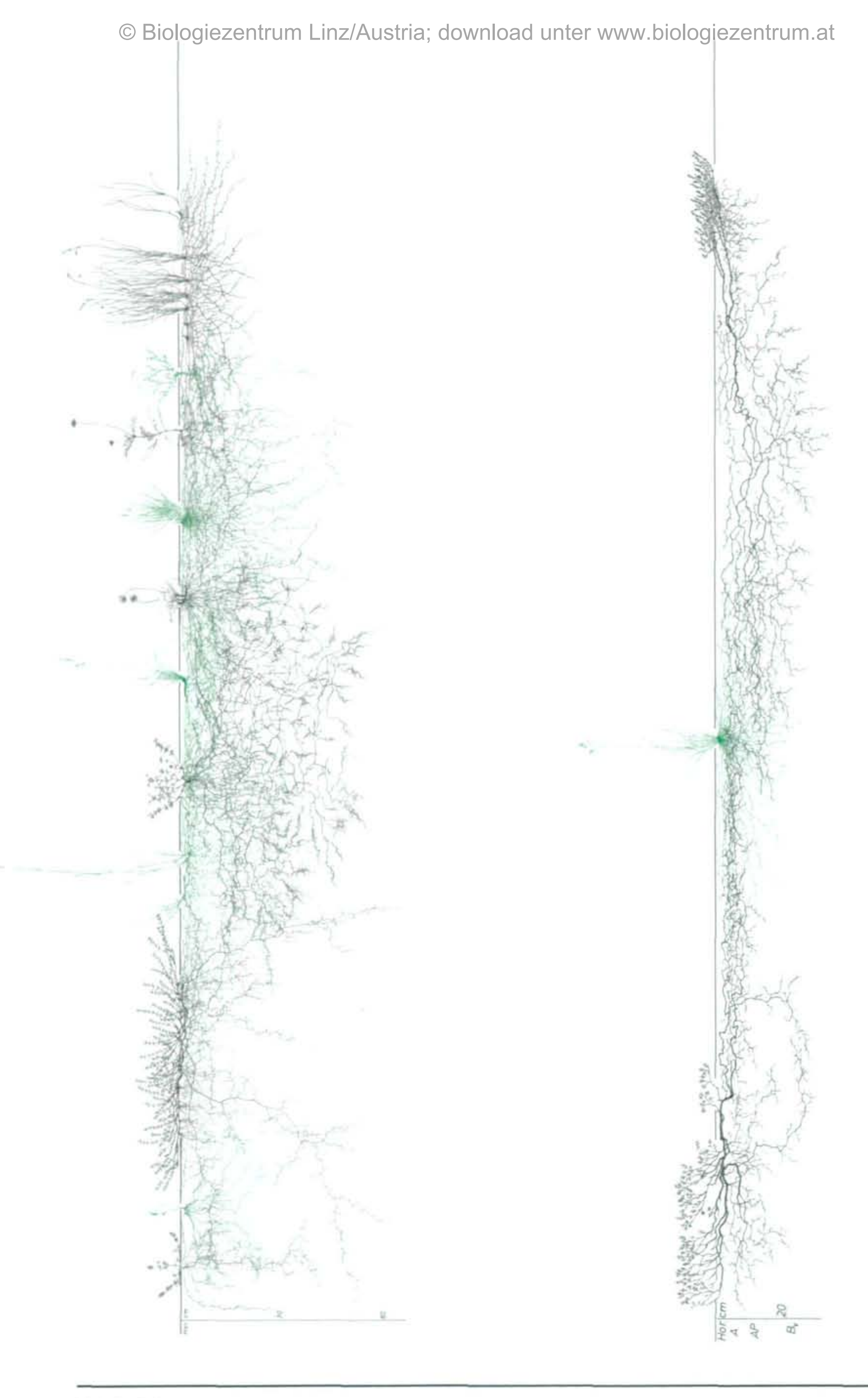
5.2.1.2.3. Bewurzelung von Pflanzen krumenfeuchter Mineralböden

Diese Böden sind nahezu jederzeit ausreichend feucht und ausreichend mit Nährstoffen versorgt, weil sie sich vornehmlich in Geländevertiefungen befinden. Die begrenzenden Faktoren für den Massenwuchs sind die Verkürzung der Vegetationszeit und die geringe Bodenerwärmung als Folge der Höhenlage. In der subalpinen Stufe entwickeln sich in konkaven, schneereicheren Lagen, in denen die Rasenpseudogleyböden bereits deutlich entwickelt sind, noch rel. massenwüchsige, saftige Grünlandbestände (Poion). In konvexen, schneeärmeren Lagen ist der Massenwuchs geringer. Die Rasenpseudogleyböden sind weniger deutlich ausgebildet. Ansätze dazu finden sich selbst auf Rendsinaböden über Kalk. Dies deshalb, weil diese Böden sehr häufig silikatisches Material in Form von äolischem Eintrag oder von Reliktböden enthalten. Das Wurzelprofil ihrer Magerrasen (Seslerieten) ist, der Höhenlage entsprechend, ebenso seicht, wie jenes der Fettrasen (Abb. 245, oben). In windexponierten Lagen der subalpinen Zwergstrauchstufe verflacht sich das Wurzelprofil noch stärker (Abb. 245, unten). Ihre seichtgründigen Böden sind auf Silikat deutlich entwickelte Rasenpseudogleye. In der oberen alpinen Stufe, ab etwa 2200 m NN, sind die Geländevertiefungen in den Alpen wegen der langen Schneelage nur noch mit der sehr niedrigen, lückenhaften Schneebodenvegetation bedeckt. Die Rasenpseudovergleyung erreicht hier ihren Höhepunkt. Das Tiefenwachstum der Wurzeln beschränkt sich nur noch auf die obersten Bodenschichten. Die polbürtige Bewurzelung geht zugunsten der sproßbürtigen weitgehend zurück.



Abb. 244: Krumenfeuchter Rasenpseudogley. **Links:** Schwach entwickelter Rasenpseudogley mit subalpinem Fettrasen, flach wurzelnder Gold-Pippau *Crepis aurea*, Villacher Alpe, 1750 m NN. Der fahle P-Hor., der in die Krume hineinreicht, ist bereits deutlich erkennbar. **Rechts:** Rasenpseudogley mit alpiner Schneebodenvegetation, Glocknergebiet, 2250 m NN. Der fahle P-Hor. ist mächtig entwickelt. Fotos: Lichtenegger

Abb. 245 (nächste Seite): **Oben:** Vegetationsprofil eines subalpinen, südseitigen Kalkmagerrasens (Blaugrasrasen) in der Krummholzregion auf schwach pseudovergleyter Rendsina mit Braunlehmeintrag, Villacher Alpe, 1780 m NN. Von links nach rechts: Alpen-Braunklee *Trifolium badium*, Schild-Hahnhenfuß *Ranunculus hybridus*, Hufeisenklee *Hippocrepis comosa*, Matten-Lieschgras *Phleum hirsutum*, Alpen-Steinquendel *Acinos alpinus*, Immergrüne Segge *Carex sempervirens*, Alpenmaßlieb *Aster bellidiastrum*, Kalk-Blaugras *Sesleria albicans*, Glanz-Skabiose *Scabiosa lucida*, Scheiden-Kronenwicke *Coronilla vaginalis*, Rost-Segge *Carex ferruginea*.
Unten: Vegetationsprofil einer artenarmen, subalpinen, windexponierten Zwergstrauchheide auf alpinem Rasenpseudogley, Gerlitze bei Villach, 1900 m NN. Von links nach rechts: Alpen-Nebelbeere *Vaccinium gaultherioides*, Bunthafer *Avenula versicolor*, Gemsheide *Loiseleuria procumbens*.


Hor cm
A
AP
B
20

5.2.1.3. Bewurzelung von Pflanzen frischer Lebensräume

In frischen Lebensräumen sind die Pflanzen mit Ausnahme kurzzeitiger Trockenheit ausreichend mit Wasser versorgt. Der Wasserhaushalt der Böden gilt als ausgeglichen oder frisch. Frische Lebensräume weisen eine mittlere Jahrestemperatur von ca. 5-10° auf. Der Jahresniederschlag muß der Temperatur angepaßt sein. Er darf selbst in kühlen Lagen nicht unter ca.500 mm liegen. Außerdem müssen die Niederschläge im Sommer ein Maximum erreichen. Das alles trifft für mäßig warme bis mäßig kühle humide Gebiete Europas zu. Am weitesten verbreitet sind die frischen Lagen in Europa im mittleren bis nördlichen atlantischen bis subatlantischen Raum. In Österreich zählen zu den frischen Gebieten großräumig das nördliche Alpenvorland, die sommerkühleren Talfurchen und die mittelhohen Lagen.

Innerhalb eines Klimaraumes hängt die Frische einer Lage wesentlich von der Geländegestaltung ab. In sommerwarmen Gebieten (Julitemperatur ca. 18°) beschränken sich die frischen Lagen vornehmlich auf die Unterhänge und Verebnungen (Abb. 246).



Abb. 246: Salbei-Glatthaferwiese, Keutschach, Julimittel 18,3°. Halbtrockener Oberhang mit geringem Graswuchs, frischer Unterhang mit hohem Glatthaferbestand. Foto: Lichtenegger

In sommerkühlen Gebieten (Julitemperatur ca. 15°) greifen sie auch auf die Mittel- und Oberhänge über. Die Unterhänge und Mulden neigen bereits zur Überfeuchtung. Dementsprechend verschieden ist auch die Bewurzelung der Grünlandbestände. In den sommerwarmen Lagen befinden sich die Frischwiesen vornehmlich auf tiefgründig durchwurzelbaren, feinerdereicheren Böden. Auf diesen erreichen selbst die Wurzeln der Gräser Tiefen bis über 1 m. Die tiefer wurzelnden Kräuter dringen annähernd 2 m tief in den Boden ein. Dementsprechend groß ist der durchwurzelte Bodenraum. Das zeigt das Vegetationsprofil einer Glatthaferwiese (Abb.247). Bei ausreichender Nährstoffversorgung erreichen diese Talfrischwiesen Heuerträge

Abb. 247: Vegetationsprofil einer Glatthaferwiese, Lockersediment-Braunerde, Raum Klagenfurt, 470 m NN. Von links nach rechts: Knaulgras *Dactylis glomerata*, Wiesen-Witwenblume *Knautia arvensis*, Glatthafer *Arrhenatherum elatius*, Pastinak *Pastinaca sativa*, Weiche Trespe *Bromus hordeaceus*, Wiesen-Kümmel *Carum carvi*, Wolliges Honiggras *Holcus lanatus*, Wiesen-Pippau *Crepis biennis*.

Hor cm
A
40
AB
80
B
120
BD
D
160

bis über 100 dt/ha und Jahr. In sommerkühleren Lagen ist der durchwurzelte Bodenraum trotz günstiger Durchfeuchtung wegen der geringeren Bodenerwärmung wesentlich flacher. Die Graswurzeln erreichen kaum noch Tiefen bis zu 50 cm. Die tiefer wurzelnden Kräuter dringen selten bis über 1 m tief in den Boden ein. Die Heuerträge erreichen selbst bei guter Nährstoffversorgung kaum mehr als 70 dt/ha und Jahr. Einen Einblick in die Bewurzelung eines Grünlandbestandes in einer sommerkühlen Berglage vermittelt das Vegetationsprofil einer Goldhaferwiese (Abb. 248).



Abb. 248: Vegetationsprofil einer Berg-Goldhaferwiese, Braunerde, Oberes Mölltal, 1380 m NN. Von links nach rechts: Wiesen-Fuchsschwanz *Alopecurus pratensis*, Gewöhnliche Perücken-Flockenblume *Centaurea pseudophrygia*, Wiesen-Goldhafer *Trisetum flavescens*, Ähren-Teufelskralle *Phyteuma spicatum*, Wiesen-Lieschgras *Phleum pratense*, Gold-Kälberkropf *Chaerophyllum aureum*, Wiesen-Sauerampfer *Rumex acetosa*, Gewöhnliches Rispengras *Poa trivialis*, Silberdistel *Carlina acaulis*, Scharfer Hahnenfuß *Ranunculus acris*, Rot-Klee *Trifolium pratense*.

5.2.1.4 Bewurzelung von Pflanzen halbtrockener Lebensräume

In halbtrockenen Lebensräumen leiden die Pflanzen im Sommer bereits so stark unter Wassermangel, daß der Massenwuchs unter das jahreszeitlich mögliche Maß abfällt. In den kühleren, feuchteren Übergangszeiten ist dies nicht der Fall. Die Vegetationszeit gliedert sich somit in eine frische Vorsommerphase, in eine halbtrockene Sommerphase und in eine frische Nachsommerphase. Die halbtrockenen Lagen befinden sich vorwiegend in sommerwarmen humiden Gebieten mit einer mittleren Julitemperatur von über 18°. In diesen Gebieten tritt Sommertrockenheit vor allem auf Kuppen, sonnseitigen Oberhängen und Hangrücken auf. Verschont bleiben in der Regel Hangmulden, Unterhänge und schattige Lagen. Verebnungen sind davon nur betroffen, wenn die Böden sehr wasserdurchlässig sind. Dies ist häufig in Terrassenlandschaften der Fall. In sommerkühlen Lagen sind in der Regel nur Südhänge mit sehr flachgründigen, stark wasserdurchlässigen Böden mehr oder weniger sommertrocken. In warmen Trockengebieten beschränken sich halbtrockene Lagen vorwiegend auf Hangmulden, Unterhänge und beschattete Flächen.

Der Begriff halbtrocken schließt stets eine Bodenerwärmung mit ein, die ein ungehemmtes Wurzelwachstum zuläßt. Die zeitweise Oberbodentrockenheit und die damit verbundene höhere Bodenerwärmung regt das Tiefenwachstum der Wurzeln an. Die Wurzelmasse verdichtet sich daher nicht so stark in den obersten Bodenschichten wie auf frischen Böden. Das trifft besonders für die Gräser zu. Ein Beispiel dafür ist der Vergleich der Bewurzelung der Frischwiesenpflanze Wiesen-Lieschgras *Phleum pratense* mit jener der Halbtrockenrasenpflanze Aufrechte Trespe *Bromus erectus* (Abb. 249, oben). Weitere Beispiele finden sich in KUTSCHERA & LICHTENEGGER (1982). Die tiefwurzelnden Kräuter halbtrockener Standorte erreichen durchwegs größere Wurzeltiefen als jene frischer Standorte wie *Centaurea scabiosa, Medicago falcata, Ononis spinosa, Peucedanum oreoselinum, Pimpinella saxifraga, Salvia pratensis* u.a. (KUTSCHERA & LICHTENEGGER,1992). Als Beispiel wird die Bewurzelung von *Medicago falcata* jener von *Taraxacum officinale* gegenübergestellt (Abb. 249, unten). Einen Einblick in die Bewurzelung eines Halbtrockenrasens vermittelt das Vegetationsprofil in Abb. 250 im Vergleich zu jenem der Frischwiesen in Abb. 247, 248. Bei Halbtrockenrasen ist das Sproß-Wurzelverhältnis deutlich zugunsten der Wurzelmasse verschoben. Diese Verschiebung ist eine Anpassung der Pflanzen an trockenere Standorte. Sie verringert den oberirdischen Massenwuchs, da der Überschuß an Assimilaten der Wurzel zugeleitet wird.



Abb. 249: Vergrößerung des Wurzeltiefganges in warm-humiden Gebieten durch Zunahme der Trockenheit. **Oben, links:** Wiesen-Lieschgras *Phleum pratense* in einer Glatthafer-Frischwiese auf Braunerde bei Klagenfurt, rasche Abnahme der Wurzelmasse nach unten, Profiltiefe 42 cm. **Oben, rechts:** Aufrechte Trespe *Bromus erectus* in einem Halbtrockenrasen auf kalkbeeinflußter Braunerde bei Klagenfurt, allmähliche Abnahme der Wurzelmasse nach unten, Profiltiefe 74 cm. **Unten, links:** Gewöhnlicher Löwenzahn *Taraxacum officinale* in einer frischen Wiesen-Rispengras-Weide auf Lockersediment-Braunerde östlich Klagenfurt, maximale Wurzeltiefe 240 cm. **Unten, rechts:** Sichel-Luzerne *Medicago falcata* in einem Halbtrockenrasen auf kalkbeeinflußter Braunerde über Grundmoräne östlich Klagenfurt, maximale Wurzeltiefe 425 cm.

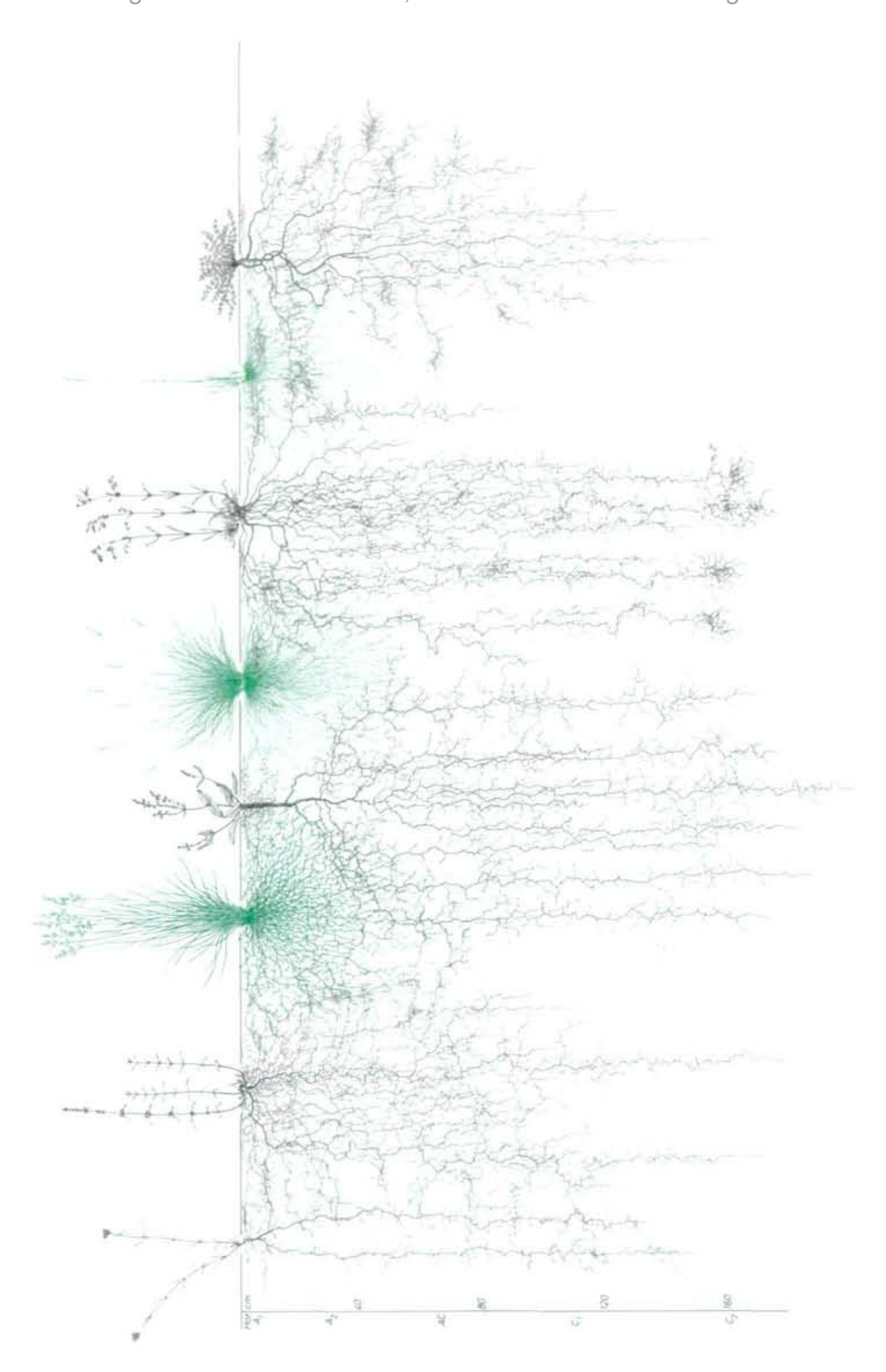


Abb. 250: Vegetationsprofil eines Halbtrockenrasens, sand- und schotterreiche, stark wasserdurchlässige, kalkbeeinflußte Braunerde, Raum Klagenfurt, 470 m NN. Von links nach rechts: Eigentliche Karthäuser-Nelke *Dianthus carthusianorum*, Aufrechter Ziest *Stachys recta*, Aufrechte Trespe *Bromus erectus*, Wiesen-Salbei *Salvia pratensis*, Furchen-Schwingel *Festuca rupicola*, Nickendes Leimkraut *Silene nutans*, Große Kammschmiele *Koeleria pyramidata*, Kleiner Wiesenknopf *Sanguisorba minor*, Kleines Knabenkraut *Orchis morio*.

5.2.2. Einfluß der Bodenfeuchte auf die Bewurzelung der Pflanzen im pannonischen Raum Mitteleuropas.

5.2.2.1. Bewurzelung von Pflanzen wechseltrockener Lebensräume

Die halbtrockenen Standorte in warmen, semihumiden Gebieten sind wesentlich länger und stärker trocken als jene in warmen, humiden Gebieten. Es ist daher zweckmäßig, sie als wechseltrocken zu bezeichnen. Die Wechseltrockenheit wird auf Salzböden noch durch den Salzgehalt verstärkt. Die oberen humosen Bodenschichten der Solonetzböden im Seewinkel des Burgenlandes, die geschlossene Salzwiesen tragen, sind noch intensiv durchwurzelt. In die salzreicheren Reduktionshorizonte dringen im wesentlichen nur die Wurzeln stärker Salz ertragender Arten ein. In diesen Bodenhorizonten sind die Wurzeln sehr wenig feinverzweigt. Auf Solontschakböden, die in Trockenzeiten mit einer Salzkruste bedeckt sind, verkümmert selbst bei Salzspezialisten das Wurzelsystem (Abb. 251).





Abb. 251: Salz-Kresse *Lepidium cartilagineum*, Seewinkel des Burgenlandes. **Links:** Wurzelsystem auf Solonetz voll entwickelt. **Rechts**: Wurzelsystem auf Solontschak verkümmert.

Die weniger salzhaltigen Schwemmlandböden der Theiß-Niederung in Ungarn sind tiefer durchwurzelt. Die Feinverzweigung der Wurzeln ist auf den tonreichen, schwundrissigen Böden aber ebenfalls gering und mit zunehmender Bodentiefe abnehmend. Dies zeigen folgende Darstellungen.

Die **Tatarische Strandnelke** *Limonium tataricum* (Abb. 252) ist in höherwüchsigen Salzwiesen auf Solonetzböden zu finden, die über längere Zeit bis in tiefere Bodenschichten austrocknen. Das fördert die Bodenerwärmung und damit auch den Tiefgang der Wurzeln. Am 29. 10. 1993. wurden um 12.30 Uhr folgende Bodentemperaturen gemessen (1. Zahl Bodentiefe cm, 2. Zahl Temperatur °C): 0/23, 5/15,4, 25/13,7, 50/10,9, 75/12,1, 100/12,8, 125/13,2, 135/13,4.

Der **Salz-Beifuß** *Artemisia santonicum* (Abb. 253) wächst in trockeneren Salzwiesen auf Solonetzböden. Die Polwurzel verzweigt sich frühzeitig in etwa gleich dicke Seitenwurzeln, bleibt aber trotzdem vorwüchsig. Am verdickten, seitwärts wachsenden Teil der Wurzeln gehen aus Wurzelknospen Sproßtriebe hervor. Auch die niederliegenden Triebe sind oft dicht mit jungen Sproßtrieben besetzt. Die Art wächst dadurch rasig. Die spärliche Bewurzelung bleibt weitgehend auf die oberen Bodenschichten beschränkt. Nur die vorwüchsige Polwurzel erreicht den feuchteren Reduktionshorizont. Die graubraunen Wurzeln sind wenig feinverzweigt.

Das **Kampferkraut** *Camphorosma annua* (Abb. 254) bildet zusammen mit dem Zwiebel-Rispengras *Poa bulbosa* auf häufig überstauten Tonböden, die von Erosionsrinnen durchfurcht sind, sehr niedrige Rasen. Seine Polwurzel ist deutlich vorwüchsig und rel. tiefreichend. Die Seitenwurzeln sind, bis auf jene in den obersten Bodenschichten, wenig verzweigt.

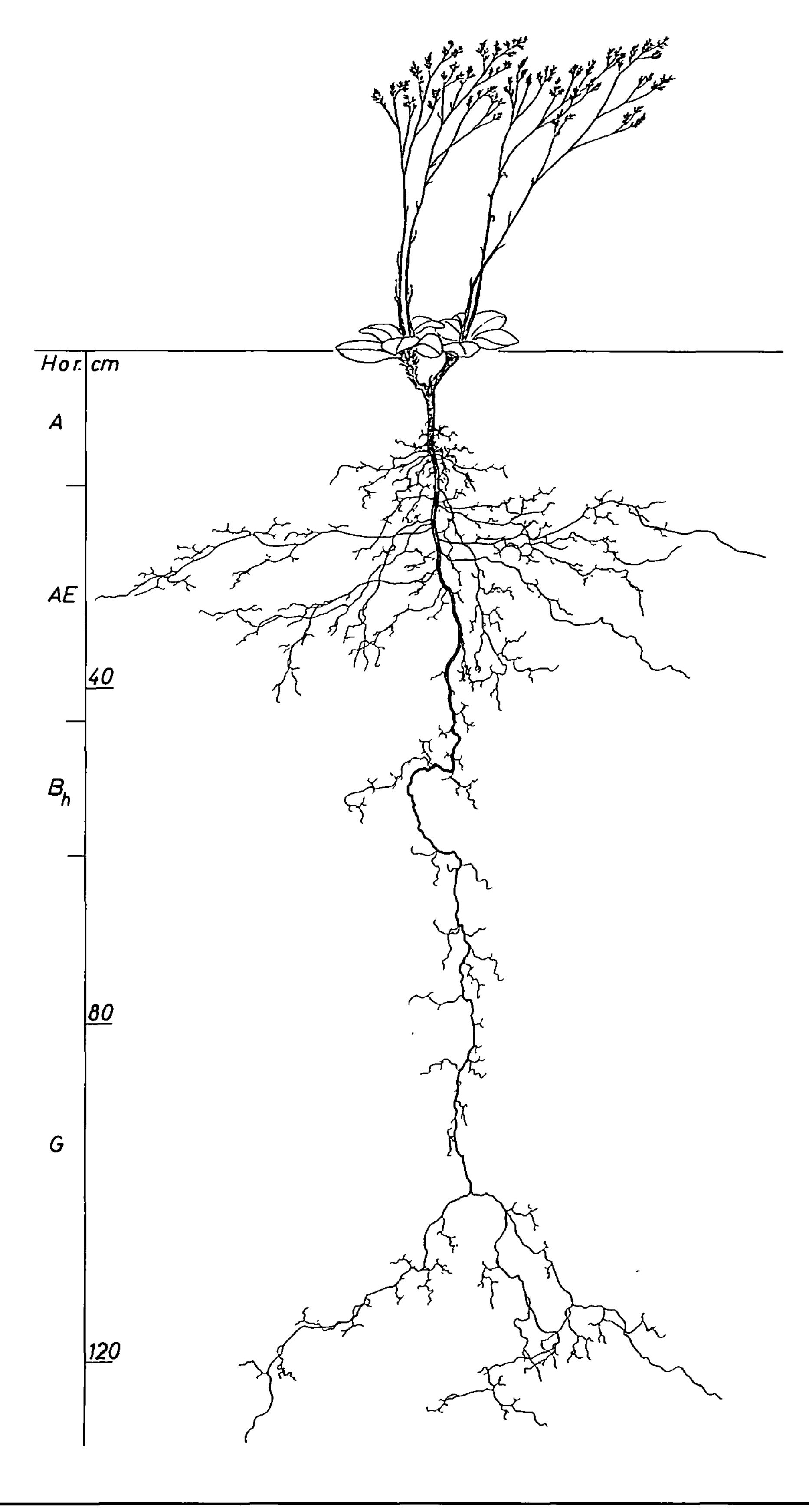


Abb. 252: Tatarische Strandnelke *Limonium tataricum*, in einer Salzwiese auf Solonetz, Hortobagy, Ungarn. Hor.: A stark humoser toniger Lehm, schwach krümelig, schwarzgrau, pH 7,9, AE humoser, toniger Lehm, dicht, Struktur prismatisch, fahlgrau, B_h Ton, gelbbraun mit Humusschlieren, G Ton, gelbgrau, ab 90 cm zunehmend feuchter, pH 8,6.

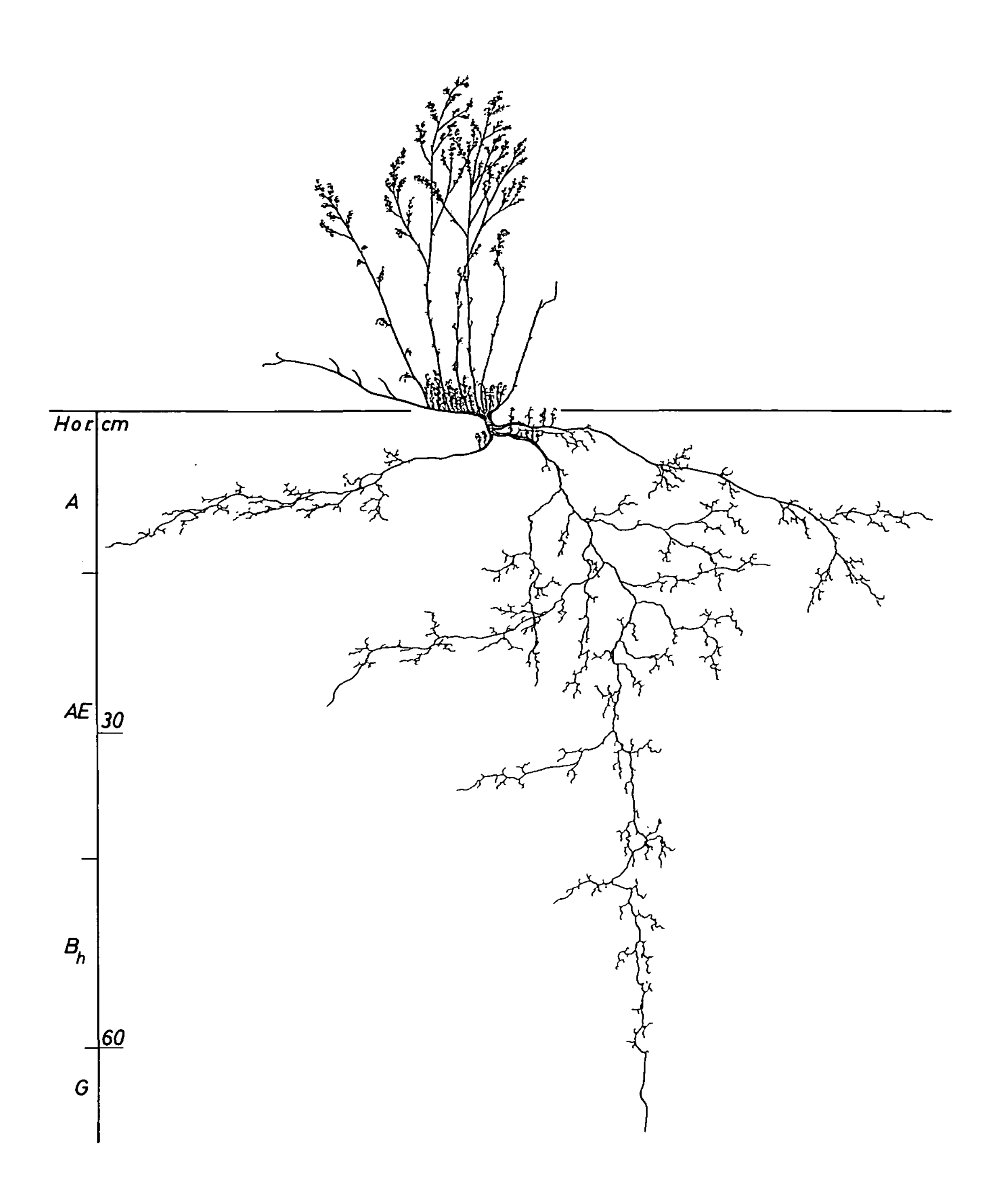


Abb. 253: Salz-Beifuß *Artemisia santonica*, in einer Salzwiese auf Solonetz, Hortobagy, Ungarn. Hor.: A stark humoser, toniger Lehm, schwach krümelig, schwarzgrau, pH 7,8, AE schwach humoser, toniger Lehm, fahlgrau, Struktur prismatisch, B_h lehmiger Ton, gelbgrau, mit Humusschlieren, G Ton, grau, grundfeucht.

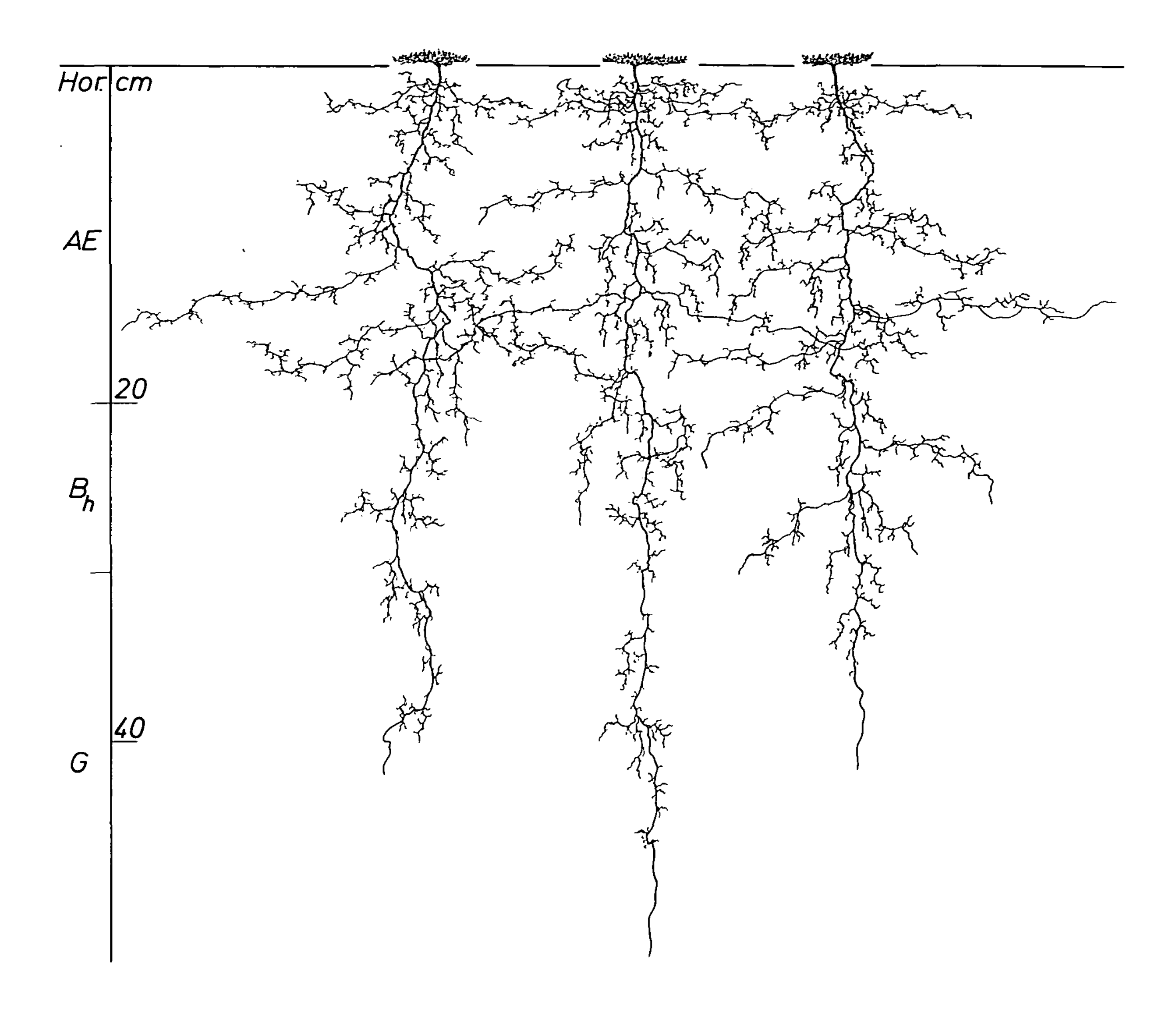


Abb. 254: Kampferkraut *Camphorosma annua*, in einem niedrigen *Poa bulbosa*-Rasen auf Solonetz, Hortobagy, Ungarn. Bodenprofil: Hor.: AE schwach humoser, fahlgrauer Ton, Struktur prismatisch, stark schwundrissig, B_h gelbbrauner Ton, mit Humusschlieren durchzogen, G Ton, dicht.

5.2.2.2. Bewurzelung von Pflanzen trockener Lebensräume

Die Trockenheit beginnt in Mitteleuropa etwa bei einer mittleren Jahrestemperatur von über 8,5° und bei einem Jahresniederschlag von unter 600 mm. Die Vorsommerzeit ist bereits halbtrocken. Der Wasserhaushalt reiferer Böden reicht aber selbst in sonnseitiger Lage noch zur Bildung geschlossener, krautreicher Trocken- und Steppenrasen aus.

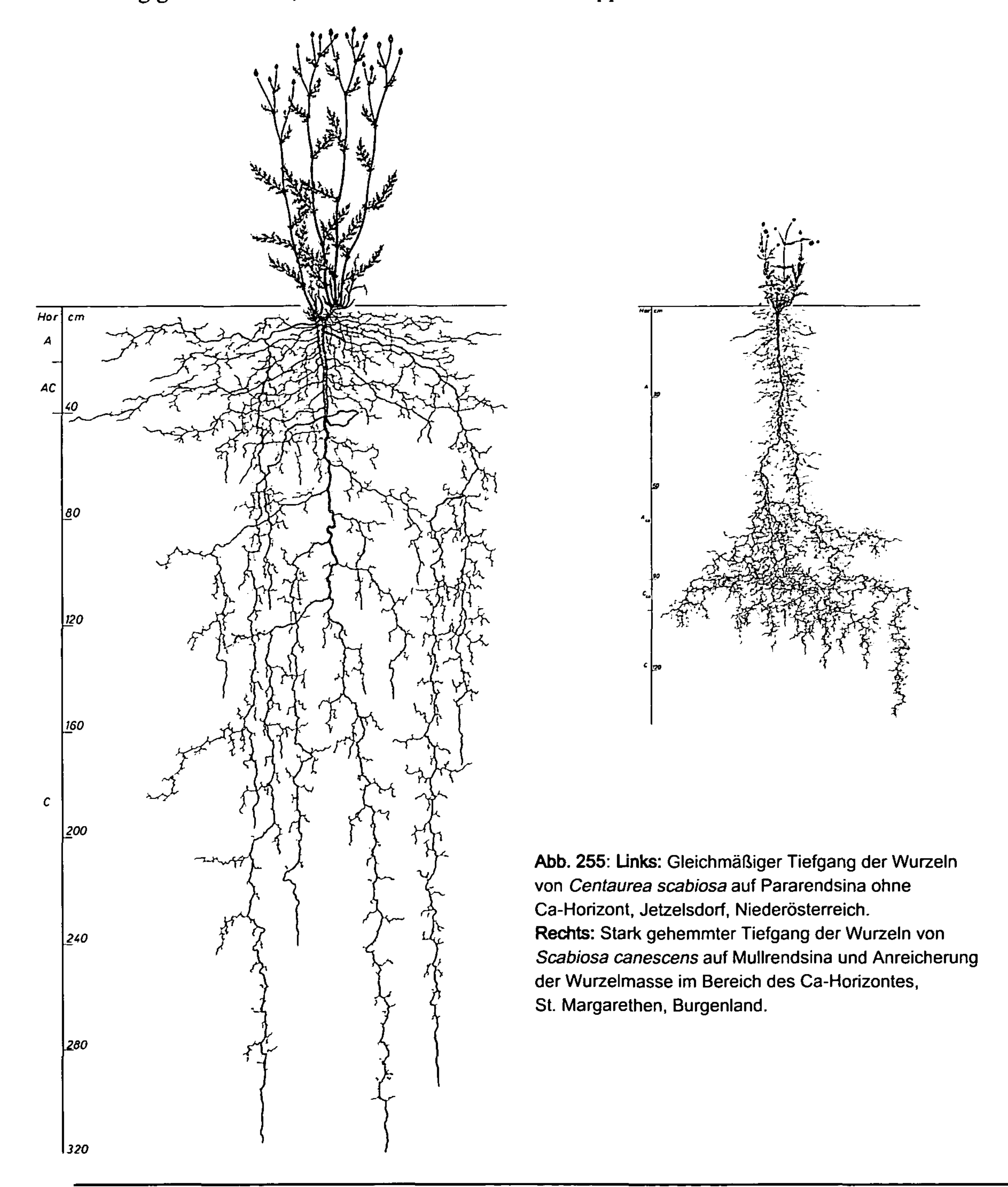


Abb. 255: Links: Gleichmäßiger Tiefgang der Wurzeln von *Centaurea scabiosa* auf Pararendsina ohne Ca-Horizont, Jetzelsdorf, Niederösterreich.
Rechts: Stark gehemmter Tiefgang der Wurzeln von *Scabiosa canescens* auf Mullrendsina und Anreicherung der Wurzelmasse im Bereich des Ca-Horizontes, St. Margarethen, Burgenland.

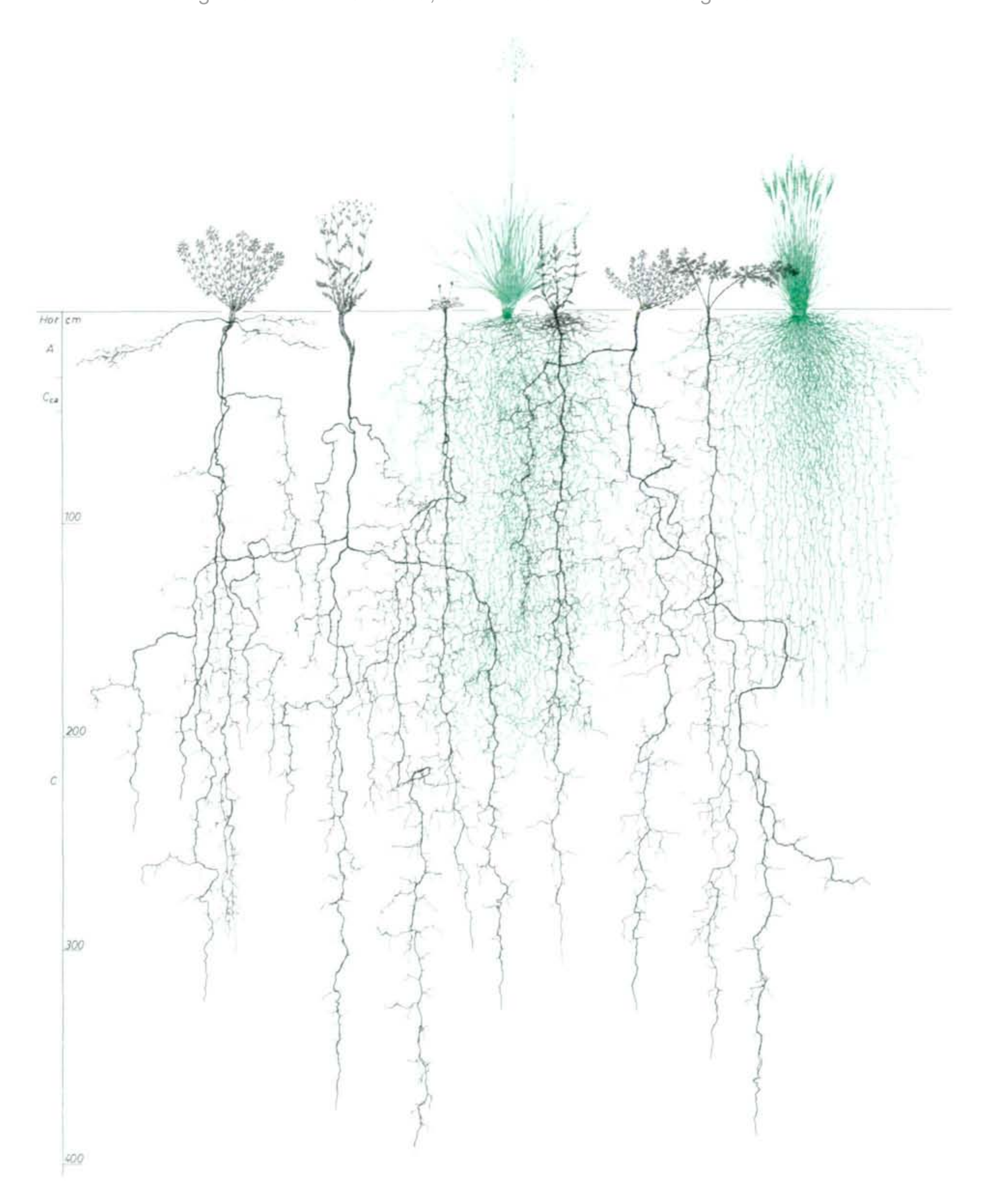


Abb. 256: Vegetationsprofil eines Trockenrasens im pannonischen Raum, tiefgründige Pararendsina. Von links nach rechts: Rauhhaar-Zwerggeißklee *Chamaecytisus hirsutus*, Skabiosen-Flockenblume *Centaurea scabiosa*, Löß-Löwenzahn *Taraxacum serotinum*, Goldbart *Chrysopogon gryllus*, Hain-Salbei *Salvia nemorosa*, Österreichischer Zwerggeißklee *Chamaecytisus austriacus*, Donardistel *Eryngium campestre*, Pfriemengras *Stipa capillata*.



Abb. 257: Vergrößerung der Wurzelmasse mit zunehmender Trockenheit am Beispiel der Aufrechten Trespe *Bromus erectus*. **Links:** Auf Braunerde, Raum Klagenfurt, mittlere Jahrestemperatur 7,7°, Jahresniederschlag 949 mm (TROSCHL, 1980). **Rechts:** Auf Schwarzerde, Seewinkel im Burgenland, mittlere Jahrestemperatur 9,2°, Jahresniederschlag 550 mm.

In kalkreicheren Feinsedimentböden erfolgt bereits die Ausfällung des Kalkes aus der Bodenlösung und seine Anreicherung in den Ca-Horizonten. Diese beginnen in der Regel im unteren Teil des A-Horizontes und erstrecken sich über Schichten des anstehenden C-Horizontes. Sie können stark verkrusten und so die Durchwurzelung der tieferen Bodenschichten verhindern oder doch stark einschränken. Die Wurzeln, die an ihrem Tiefenstreben gehindert sind, beginnen sich stark zu verzweigen und verursachen so eine Verdichtung der Wurzelmasse mit Beginn des verkrusteten Ca-Horizontes (Abb. 255). Festgestellt wurde dies im Seewinkel des Burgenlandes auf Schwarzerde an *Anchusa officinalis, Mercurialis annua, Nigella arvensis, Nonea pulla* (KUTSCHERA, 1960) und auf tiefgründiger Mullrendsina an *Bupleurum falcatum, Euphorbia seguieriana* , *Fumana procumbens, Trinia glauca, Seseli hippomarathrum, Scabiosa canescens* u.a. (KUTSCHERA & LICHTENEGGER, 1992). Auf tiefgründig durchwurzelbaren Böden werden große Wurzeltiefen erreicht, da die Pflanzen noch grundfeuchte Schichten vorfinden können. So drangen die Wurzeln von *Eryngium campestre* und *Taraxacum serotinum* auf mächtigen Lößdecken bei Hainburg östlich Wien über 5 m tief in den Boden ein. Große Wurzeltiefen erreichen auch Gräser wie *Stipa capillata* oder *Chrysopogon gryllus*. Ihre Wurzelmasse verteilt sich rel. gleichmäßig auf einen tiefen Bodenraum wie das Wurzelbild von

Chrysopogon gryllus (KUTSCHERA & LICHTENEGGER, 1982) und dasVegetationsprofil eines Trockenrasens zeigen (Abb.256). Auch die Wurzelmasse insgesamt steigt stark an. Selbst die gleiche Art bildet auf trockenem Standort im Vergleich zur Sproßmasse eine viel größere Wurzelmasse als auf halbtrockenem Standort (Abb. 257).

In warmen, trockenen Lebensräumen müssen sich die Pflanzen viel stärker an den Wassermangel anpassen als in halbtrockenen. Dementsprechend vielfältiger und wirksamer sind die Anpassungsmechanismen. So steigt der Anteil an Frühlingsephemeren und Geophyten stark an. Auch Viviparie, die auf warmen, frischen und halbtrockenen Standorten fehlt, ist keine Seltenheit. Sie tritt bei *Poa bulbosa* regelmäßig und bei *Bromus erectus* gelegentlich auf. Durch den größeren Wurzeltiefgang und durch die Anreicherung der Wurzelmasse erhöht sich das Wasserspeichervermögen des Bodens und das der unterirdischen Pflanzenteile. An den oberirdischen Teilen verstärkt sich der Verdunstungsschutz durch Verdickung der Kutikula, durch Verkleinerung der Oberfläche, durch Verkorkung der Rinde, durch Verholzung des Sprosses, durch Blattsukkulenz u.dgl. Nähere Ausführung bei LICHTENEGGER (1995).

5.2.3. Einfluß der Bodenfeuchte auf die Bewurzelung der Pflanzen im submediterranen Raum.

Im submediterranen Raum sind die Niederschläge nicht geringer als im humiden mitteleuropäischen Raum. So ist der Jahresniederschlag in Klagenfurt mit 926 mm sogar etwas niedriger als jener in Triest mit 961 mm. Der Niederschlag von April bis einschließlich September ist allerdings in Klagenfurt mit 529 mm höher als in Triest mit 474 mm. Das Niederschlagsdefizit in der warmen Jahreszeit, das für den mediterranen Raum kennzeichnend ist, macht sich demnach im submediterranen Raum von Triest bereits deutlich bemerkbar. Dazu kommt, daß der Raum von Triest mit einem Julimittel von 24° viel sommerwärmer ist als der Raum von Klagenfurt mit einem Julimittel von 19° (RUDLOFF, 1981). Die Standorte mit grund- und stauwasserfreien Böden sind daher, im Gegensatz zu Mitteleuropa, nirgends mehr frisch. Die Standorte mit feinerdereichen, tiefgründigen Böden sind bestenfalls halbtrocken. Die Standorte mit flachgründigen, sandigen oder steinigen Böden sind durchwegs trocken. Die Grünlandbestände sind deshalb auf Standorten mit grund- und stauwasserfreien Böden submediterrane Halbtrocken- und Trockenrasen. Diese enthalten im Vergleich zum mitteleuropäischen Raum bereits mehr Thero- und Geophyten. Außerdem kommt es bereits zu einer Verringerung der Blattflächen. Das Sproß-Wurzelverhältnis wird meist zugunsten der Wurzelmasse verschoben. Die Wurzeln weisen einen erhöhten Verdunstungsschutz auf, der in der Verfärbung und Verdickung der äußeren Schichten sichtbar wird. Auf tiefgründigen Sedimentböden können die Wurzeln bis zu den grundfeuchten Schichten vordringen. Auf grundwasserfernen, steinigen Böden neigen sie mehr zur seitlichen Ausbreitung und zu stärkerer Feinverzweigung. Dies gilt besonders für Böden mit hohem Anteil an Braun- oder Rotlehm. Diese Böden bieten dank ihres hohen Wasserspeichervermögens den Pflanzen die verfügbare Feuchtigkeit bereits in den oberen und mitteltiefen Bodenschichten an. Am sandigen Meeresstrand wird das Tiefenstreben der Wurzeln durch den Rückstau des salzigen Meerwassers begrenzt. Die Folge ist wieder eine stärkere seitliche Ausbreitung der Wurzeln.

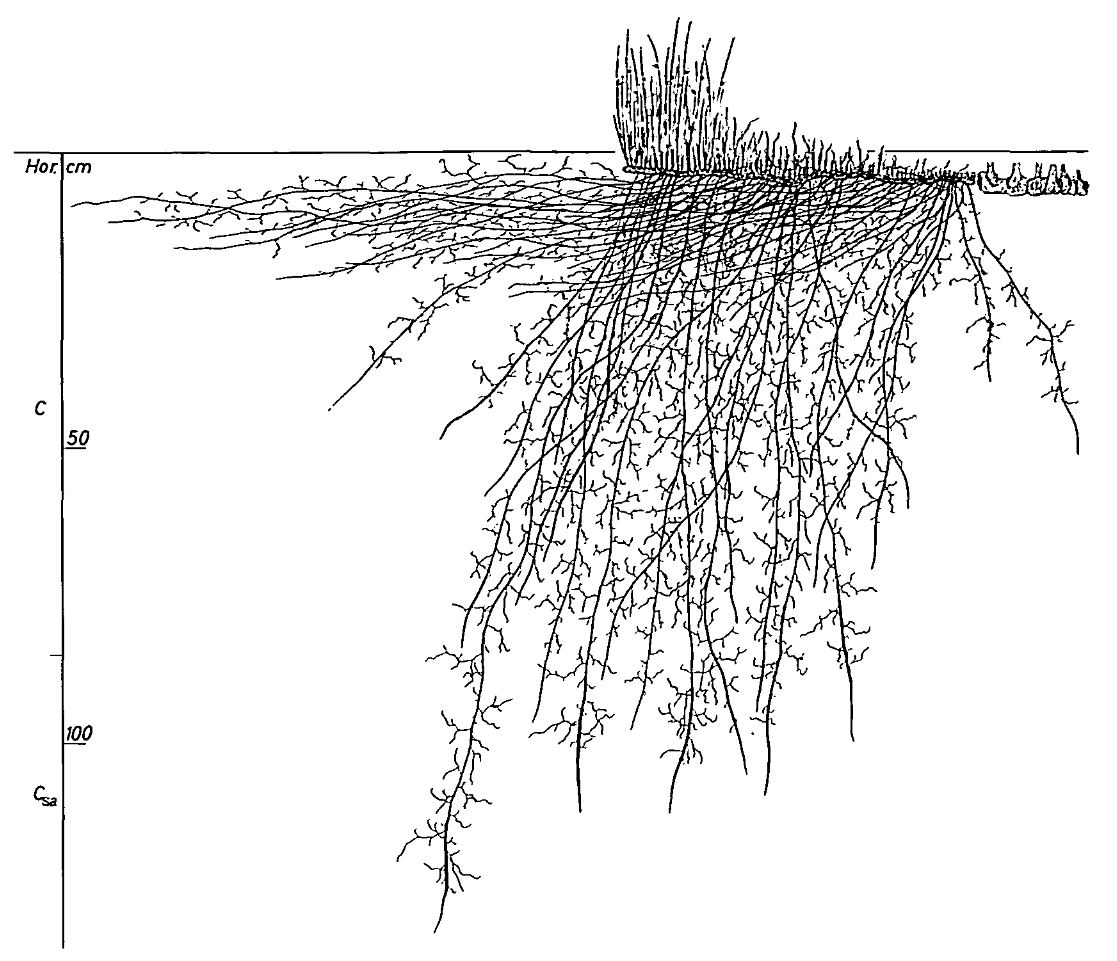


Abb. 258: Kugelbinse *Scirpoides holoschoenus*, in einer leichten Senke hinter dem Strand auf grundfeuchtem Sand, Bibione, Nördliche Adria. Hor.: C Dünensand, C_{sa} Dünensand, durch Salzwasser grundfeucht.

5.2.3.1. Bewurzelung von Pflanzen am Meeresstrand

Die **Kugelbinse** *Scirpoides holoschoenus* (Abb.258) wächst in Bibione hinter dem Strand in flachen Senken, in denen die Wurzeln die Grundfeuchte erreichen, die durch den Rückstau des Meerwassers zustande kommt. Sie gilt als Kennart des med. Holoschoenetum (Molinio-Holoschoenion). Die Art bildet ein kurzgliedriges, langes Rhizom, das spitzenwärts ständig weiterwächst. An seiner Oberseite entspringen die Laub- und Blütentriebe und an seiner Unterseite die sproßbürtigen Wurzeln. Ein Teil von ihnen breitet sich, nach vorne gerichtet, in den oberen Sandschichten aus. Ein Teil dringt bis zu den grundfeuchten Schichten vor. Die Feinverzweigung der Wurzelstränge ist rel. groß. Die Wurzelfarbe ist gelb- bis dunkelbraun.

Das **Pfahlrohr** *Arundo donax* (Abb. 259) ist im gesamten Mittelmeerraum an Ruderalstellen am Meeresstrand, an Acker- und Wegrändern weit verbreitet. In Montecatini Alto (bei Florenz) bildet es dichte Bestände auf den alten, tiefgründig feinerdereichen Terrassenrändern von Ölhainen. Die dichten, sehr hochwüchsigen, schilfartigen Bestände decken ihren hohen Wasserbedarf aus grundfeuchten Bodenschichten oder aus feinsedimentreichen, tiefgründigen Böden mit hohem Wasserspeichervermögen. Die bis 5 cm dicken, fleischigen, sehr reich verzweigten Rhizome wachsen spitzenwärts fort. Entlang ihren jüngeren Abschnitten bilden sie

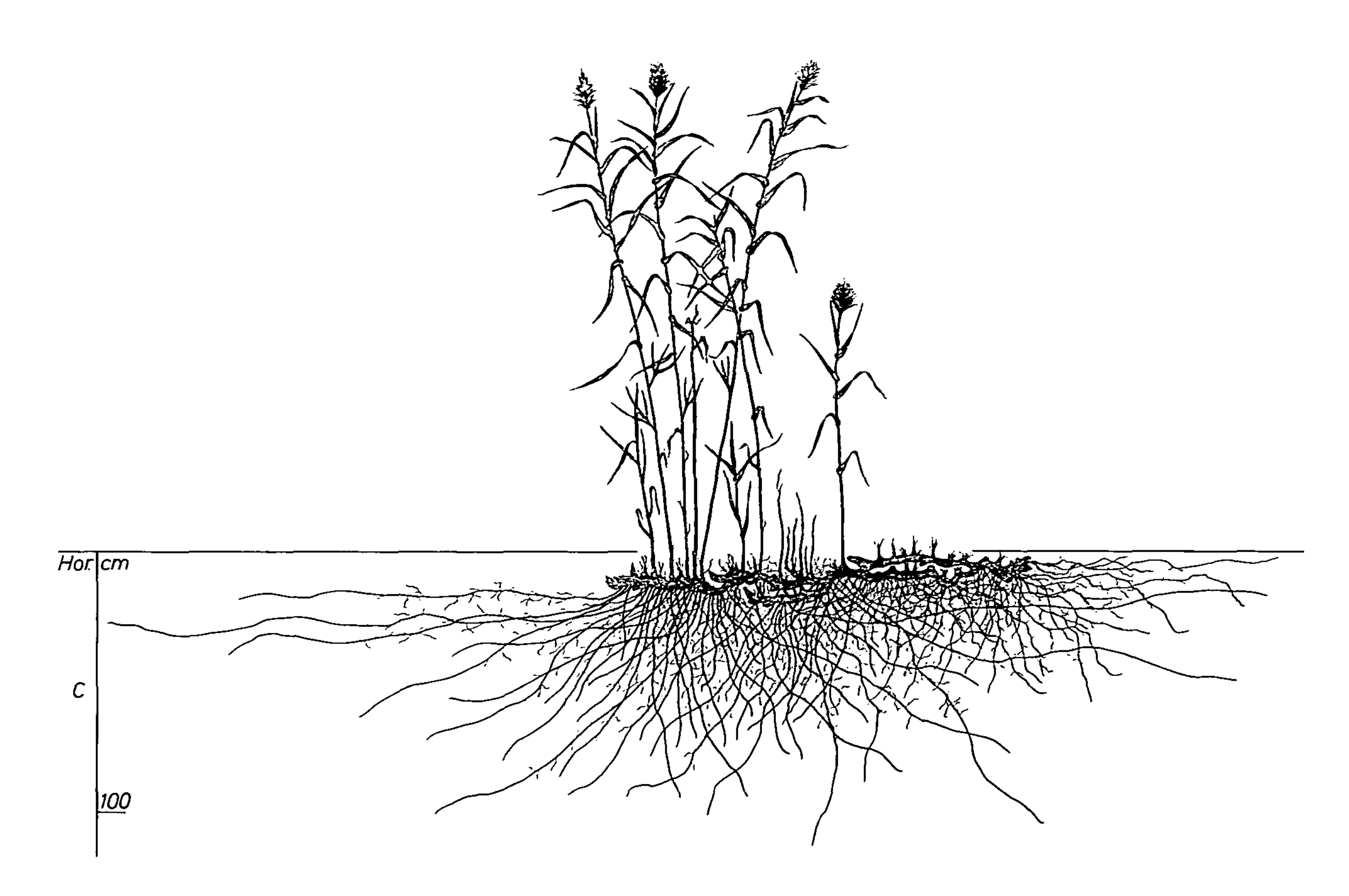


Abb. 259: Pfahlrohr *Arundo donax*, in einer leichten Senke hinter dem Strand auf grundfeuchtem Sand, Bibione, Nördliche Adria. Hor.: C Dünensand, ab 60 cm Tiefe grundfeucht.

an der Oberseite Laub- und Blütentriebe. Entlang den älteren Rhizomabschnitten sind diese bereits abgestorben. Die höckerförmigen Ansätze sind noch sichtbar. Die Wurzeln treten an der Unterseite der Rhizome hervor. Die alten Wurzelabschnitte sind mäßig stark verzweigt und dünner als die jungen, die noch keine Seitenwurzeln gebildet haben. Entlang ihren unverzweigten, gelblichweißen Abschnitten sind sie bis zu 8 mm dick. Die abwärts wachsenden Wurzeln erreichen die grundfeuchten Bodenschichten.

Die **Dickblättrige Wolfsmilch** *Euphorbia paralias* (Abb. 260) wächst direkt an der Meeresküste auf Sand, der schon ab ca. 50 cm Tiefe durch das Meerwasser grundfeucht ist. Die Polwurzel ist im oberen Teil verdickt und in wenige kürzere Seitenwurzeln verzweigt. Die längeren Seitenwurzeln breiten sich in den tieferen, feuchteren Schichten weit seitwärts aus. In die grundfeuchten, salzigen Schichten dringen die Wurzeln nicht mehr ein.

Der **Meerfenchel** *Crithmum maritimum* (Abb. 261) wächst am Meerstrand auf zerklüftetem Kalkgestein, das im Gezeitenrhythmus vom Meerwasser überspült wird. Die dick-fleischige Polwurzel bildet kräftige Seitenwurzeln, die in Felsspalten eindringen. Ihre Feinverzweigung ist gering. An den niederliegenden Sproßtrieben entstehen ebenfalls Wurzeln, die zu kräftigen, langen Strängen heranwachsen können. Den Salzgehalt des Meerwassers erträgt die Pflanze wegen ihres sukkulenten Baus.

Abb. 260: DickblättrigeWolfsmilch *Euphorbia paralias*, am Meeresstrand auf grundfeuchtem Sand, Bibione, Nördliche Adria. Hor.: C loser Sand, ab 50 cm Tiefe grundfeucht durch Rückstau des Meerwassers.

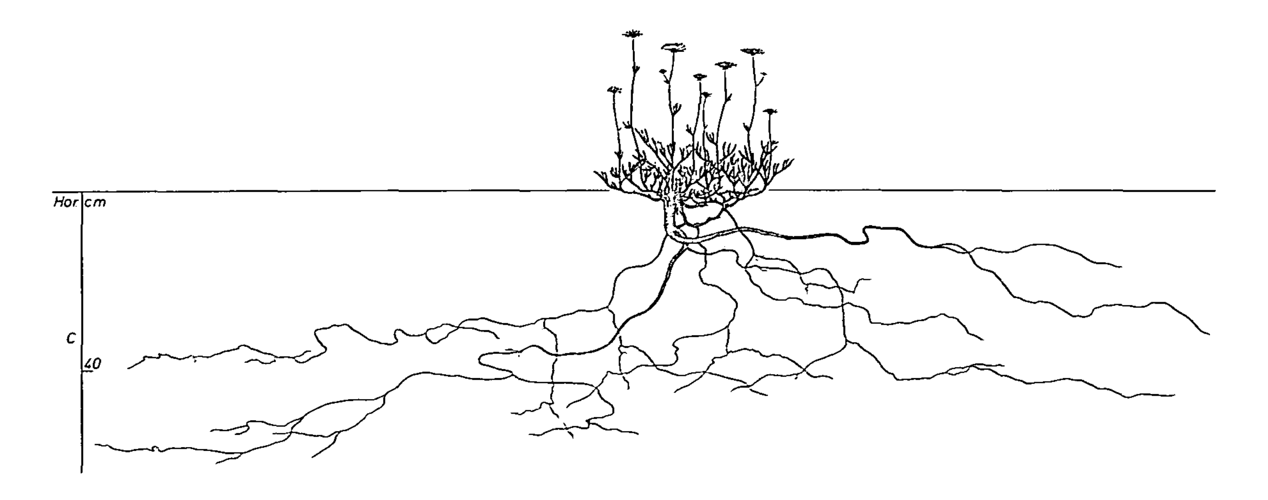


Abb. 261: Meerfenchel *Crithmum maritimum*, Polwurzel-Sproßwurzelpflanze, am Meeresstrand auf zerklüftetem Kalkgestein, das vom Meerwasser überspült wird, Rabac, Nördliche Adria. Hor.: C zerklüftetes Kalkgestein.

Die **Gewöhnliche Spitzklette** *Xanthium strumarium* (Abb. 262) kommt in wärmeren Gebieten in Unkraut- und Ruderalfluren vor. Am Meeresstrand wächst sie hinter der Küste auf Sand, der nicht mehr überspült wird und der erst in größerer Tiefe grundfeucht ist. Die Polwurzel verjüngt sich sehr rasch. Ihre zahlreichen Seitenwurzeln breiten sich vorwiegend seitwärts in den Sandschichten aus. Eine abwärts wachsende Wurzelgruppe ist nur angedeutet. Auf trockeneren Schwarzerden im Burgenland ist die abwärts wachsende Wurzelgruppe mächtig entwickelt. Die größte Wurzeltiefe beträgt 76 cm, auf feuchteren Schwarzerden sogar 120 cm. (KUTSCHERA, 1960, Abb. 233, 234).

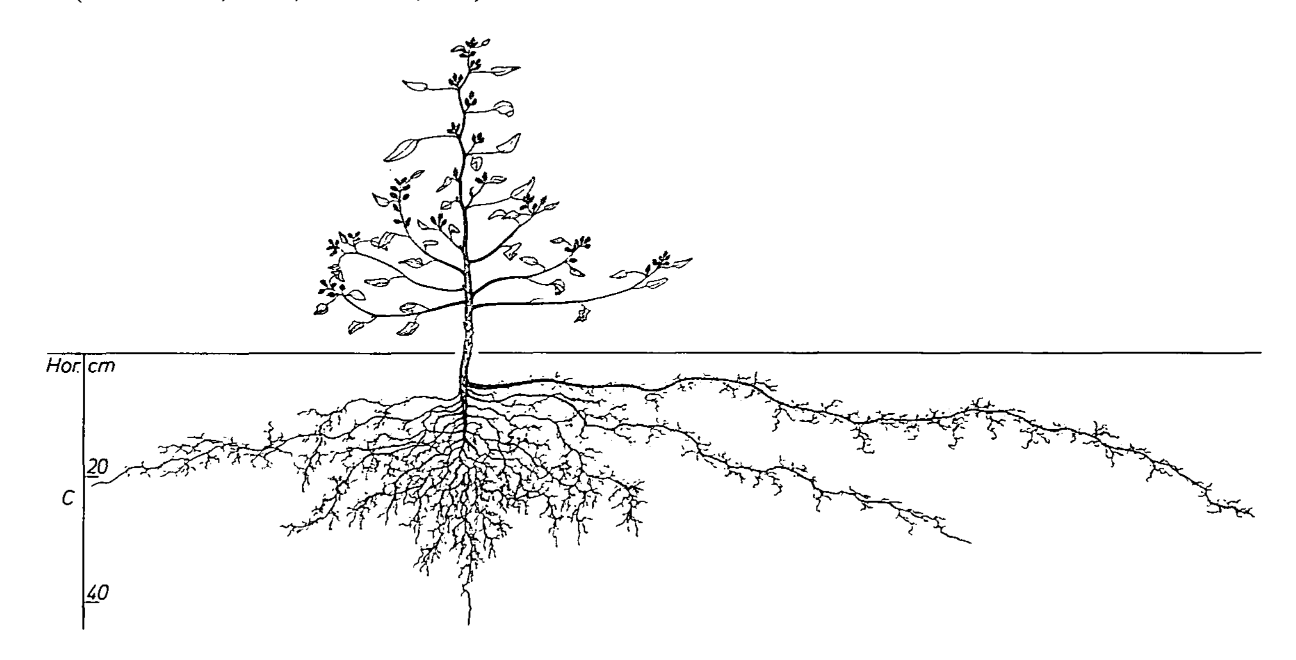


Abb. 262: Gewöhnliche Spitzklette *Xanthium strumarium*, Unkrautflur am Meeresstrand auf Sand, Bibione, Nördliche Adria. Hor.: C loser Sand.

Die **Kleinblütige Nachtkerze** *Oenothera muricata* (Abb. 263) kommt in warmen Gebieten in Unkraut- und Ruderalfluren vor. Am Meeresstrand wächst sie hinter der Küste auf Dünensand mit tiefer liegendem Grundwasser. Die dicke Polwurzel verjüngt sich sehr rasch und verzweigt sich in mehrere kräftige Seitenwurzeln. Diese breiten sich seitwärts aus und wenden sich endwärts nach unten. Auf dem trockenen Sand wird eine rel. große Tiefe erreicht.

Die **Französische Tamariske** *Tamarix gallica* (Abb. 264) kommt wild im westmediterranen Küstengebiet und in Senken von Halbwüsten vor, in denen das Grundwasser weiter heraufreicht. An der Nördlichen Adria tritt sie gepflanzt oder verwildert auf. Sie wächst hinter der Küste auf Sanddünen mit tiefliegender Grundfeuchte, die von den Wurzeln erreicht werden kann. Sie erträgt Sandüberwehung. Die eingewehten Sproßtriebe bilden aufwärts wachsende Seitentriebe. Es entsteht so im Sand ein stockwerkartig aufgebautes Sproßsystem, das sich bewurzelt. Der Muttersproß mit der Polwurzel bleibt lange Zeit, unter dem Sand begraben, erhalten. Die Polwurzel wächst mit ihren langen Seitenwurzeln in den grundfeuchten Schichten seitwärts.

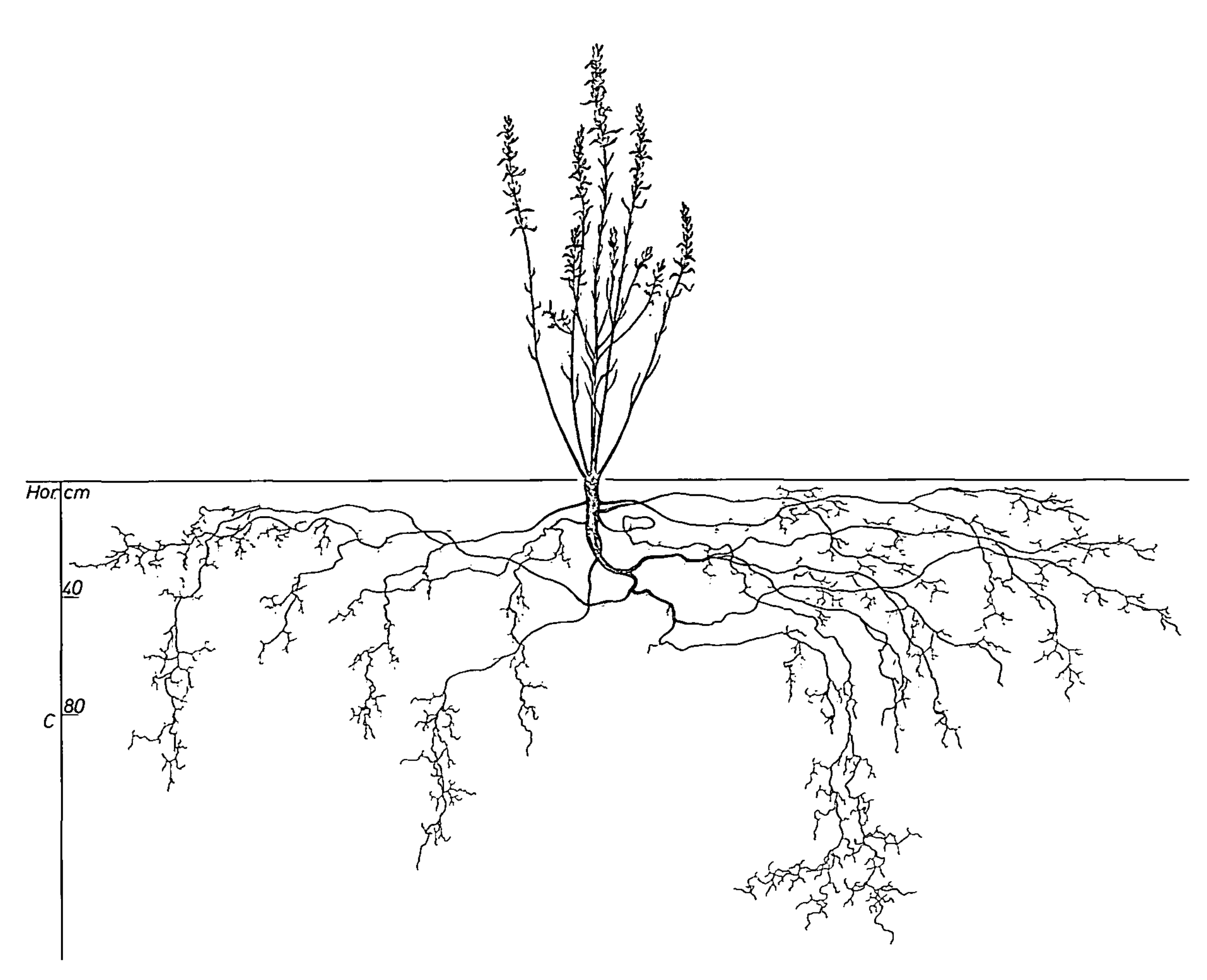


Abb. 263: Kleinblütige Nachtkerze *Oenothera muricata*, hinter der Küste auf Sand, Bibione, Nördliche Adria. Hor.: C loser Sand.

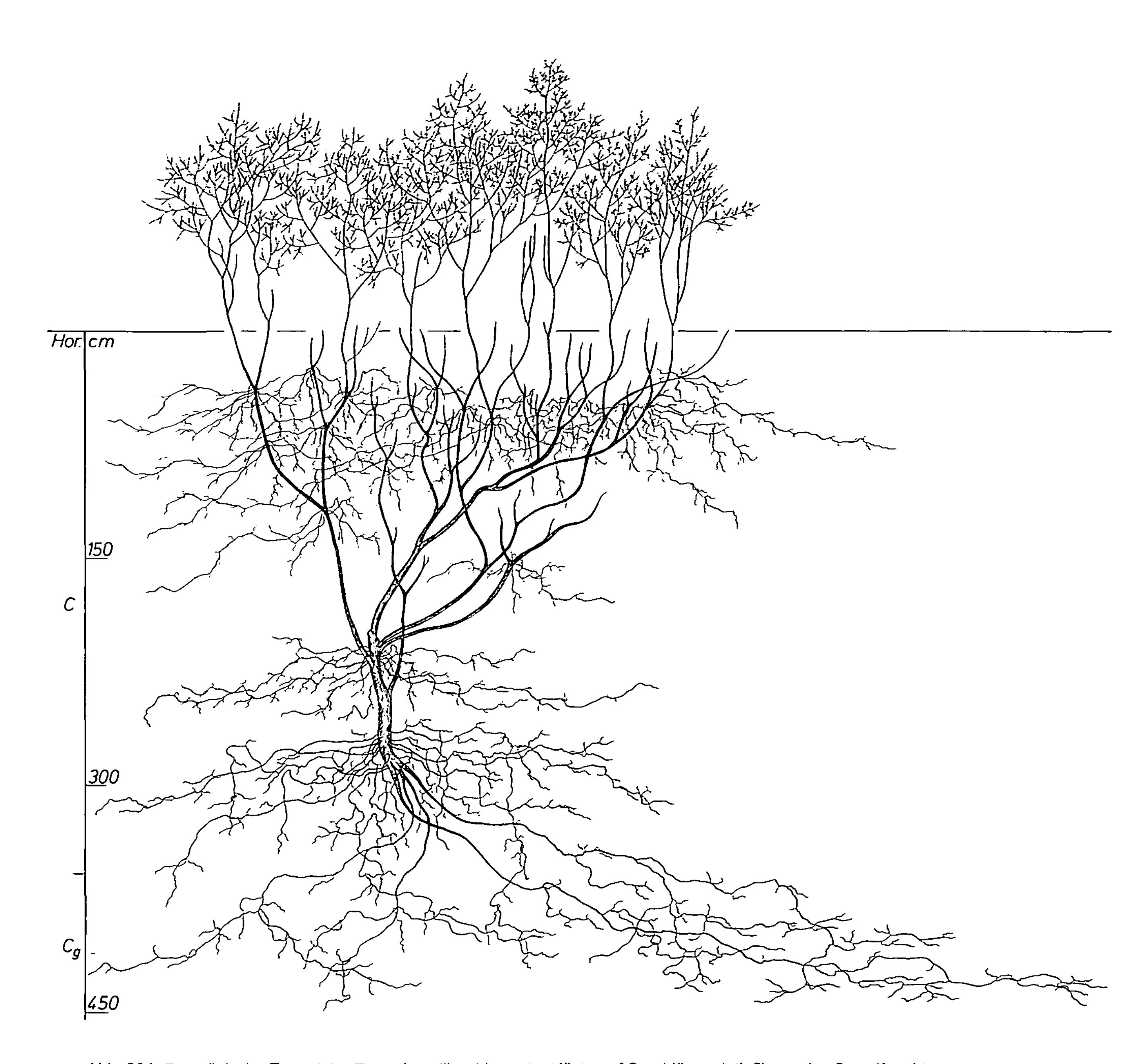


Abb. 264: Französische Tamariske *Tamarix gallica,* hinter der Küste auf Sanddüne mit tiefliegender Grundfeuchte, Bibione, Nördliche Adria. Hor.: C loser Sand, in den tieferen Schichten leicht gepreßt, C_g grundfeuchter Sand, durch Fe-Reduktion grau bis blaugrau.

5.2.3.2. Bewurzelung von Pflanzen in Trockenrasen und in Felsfluren

Die submediterranen Trockenrasen befinden sich vornehmlich im hügeligen Gelände auf Rotlehm über Kalk. Im Zuge der menschlichen Besiedlung wurden die Böden entsteint. Die herausgearbeiteten Steine dienten zur Einfriedung des so gewonnenen Kulturlandes. Dieses wurde in Zeiten der Selbstversorgung als Ackerland genutzt. Als Weide diente das schwerer zugängliche, verbuschte Hügelland. Mit Aufgabe der Ackerwirtschaft wurde das eingefriedete Ackerland zu Grünland. Aus diesem gingen nach Aufgabe der Düngung die Trockenrasen hervor. Ihr Fortbestand ist durch zunehmende Verwaldung gefährdet. Die tonreichen Roterden haben ein hohes Wasserspeichervermögen. Der Niederschlag, der nicht abrinnt, wird von ihnen aufgenommen. Es ist daher naheliegend, daß fast nur der Feinboden durchwurzelt wird. In den anstehenden, zerklüfteten Kalk dringen die Wurzeln nur ein, wenn die Spalten mit Erde aufgefüllt sind. Auf Roterden sind deshalb keine großen Wurzeltiefen zu erwarten. Damit die Wurzeln in der heißen Jahreszeit, in der die Roterden tiefer austrocknen, nicht vertrocknen, sind sie entsprechend gut gegen Austrocknung geschützt. Am auffallendsten ist ihre braune bis rotbraune Farbe. Die dünnen, kurzen Faserwurzeln sterben in Trockenzeiten meist ab. Nach einem Niederschlag können sie sich rasch wieder bilden. Wenn die Roterde bis auf den zerklüfteten Kalkuntergrund abgetragen wird, kann eine Fels- oder Buschvegetation nur aufkommen, wenn die Wurzeln in Spalten vordringen, die noch Feinerde enthalten. Ein Aufforsten solcher Felsfluren ist meist nur möglich, wenn den Jungpflanzen ausreichend Feinerde mitgegeben wird und wenn diese vor Abtragung geschützt werden kann.

Die **Wulfen´s Wolfsmilch** *Euphorbia wulfenii* (Abb. 265) bildet entlang den steil zum Meer abfallenden Felsfluren von Sistiana bis Triest prachtvolle, hochwüchsige Bestände. Durch Überlagerung mit Feinerde wird ihre Bestockung angeregt. Aus dem mit Erde überlagerten Hauptsproß entstehen Seitensprosse. Eine Pflanze kann zahlreiche Seitensprosse aufweisen. Alle werden von einer Polwurzel versorgt. Diese gliedert sich sehr bald in mehrere, kräftige Seitenwurzeln auf. Sie breiten sich unter reicher Verzweigung in der feinerdereicheren Bodenschicht weit seitwärts aus.

Die **Gelbdolde** *Smyrnium perfoliatum* (Abb. 266) ist eine Halbschattenpflanze. Im Karst wächst sie auf Rotlehm im Schatten von Sträuchern und Bäumen, die in verwilderten Äckern aufgekommen sind. Die rübenförmig verdickte Polwurzel verjüngt sich sehr rasch. Die annähernd gleich dicken, wenig verzweigten Wurzelstränge verlaufen in den oberen Bodenschichten, die nie stark austrocknen. Im Vergleich zum hochwüchsigen Sproß ist die Bewurzelung sehr gering, ein besonders kennzeichnendes Merkmal für Pflanzen schattiger Standorte.

Die **Aufrechte Trespe** *Bromus erectus* (Abb. 267) ist neben Goldbart *Chrysopogon gryllus* und Bartgras *Bothriochloa ischaemum* (Wurzeldarstellungen bei KUTSCHERA & LICHTENEGGER, 1982) das am stärksten bestandbildende Gras der submediterranen Trockenrasen. Gegenüber der mitteleuropäischen Form fallen als Zeichen höherer Oberbodentrockenheit die längeren und stärker knorpelig verdickten basalen Blattscheiden auf. Die Wurzeln setzen daher tiefer unter der Bodenoberfläche an. Die Wurzelstränge sind derber und in längere Seitenwurzeln 1. Ordng. verzweigt. Die Verzweigung insgesamt ist sehr groß. Die Wurzeln streben, wie bei den mitteleuropäischen Formen, vorwiegend nach unten. In die Felsspalten, die mit Erde aufgefüllt sind, dringen nur wenige Wurzelstränge ein. Vielmehr beschränkt sich die Bewurzelung hauptsächlich auf den Feinboden.



Abb. 265: Wulfen's Wolfsmilch *Euphorbia wulfenii*, am Fuß einer steil zum Meer abfallenden, südseitigen Felsflur, Sistiana bei Triest. Rotlehmkolluvium, Hor.: A humoser Rotlehm, krümelig, steinig, B_{rel} Rotlehm, mit Kalkschutt durchsetzt.

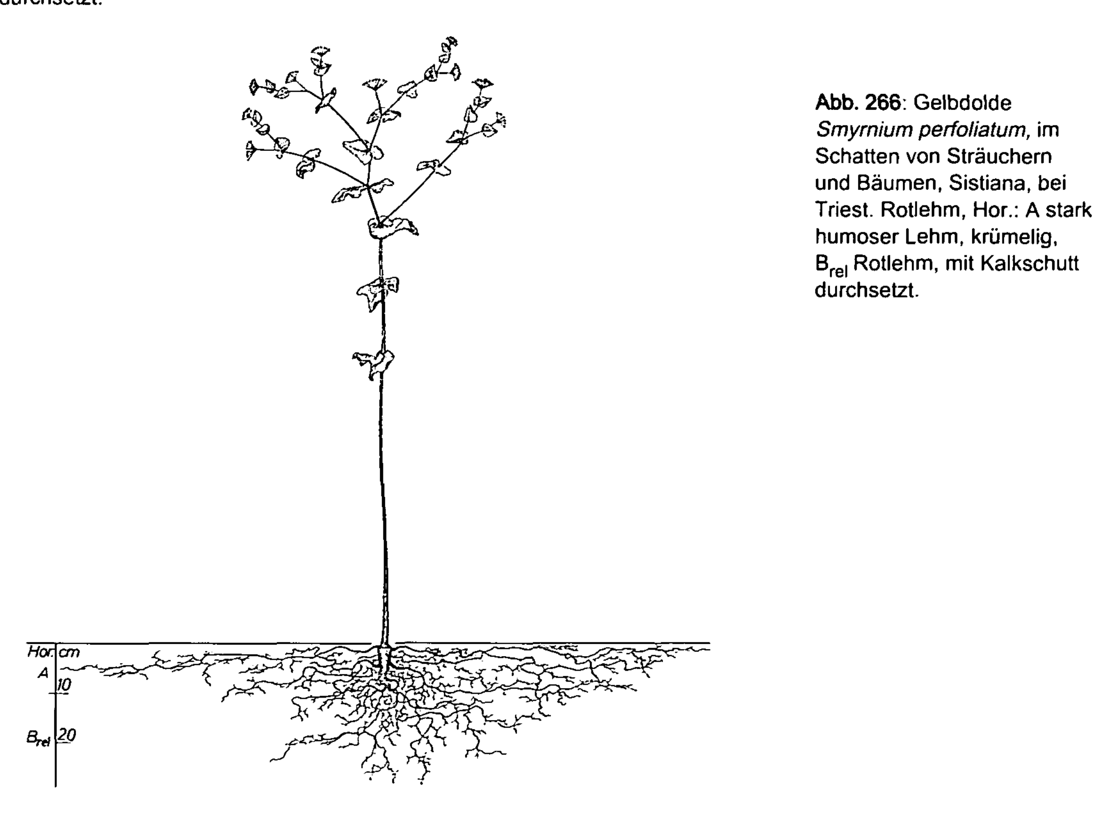


Abb. 266: Gelbdolde *Smyrnium perfoliatum*, im Schatten von Sträuchern und Bäumen, Sistiana, bei Triest. Rotlehm, Hor.: A stark humoser Lehm, krümelig, B_{rel} Rotlehm, mit Kalkschutt durchsetzt.

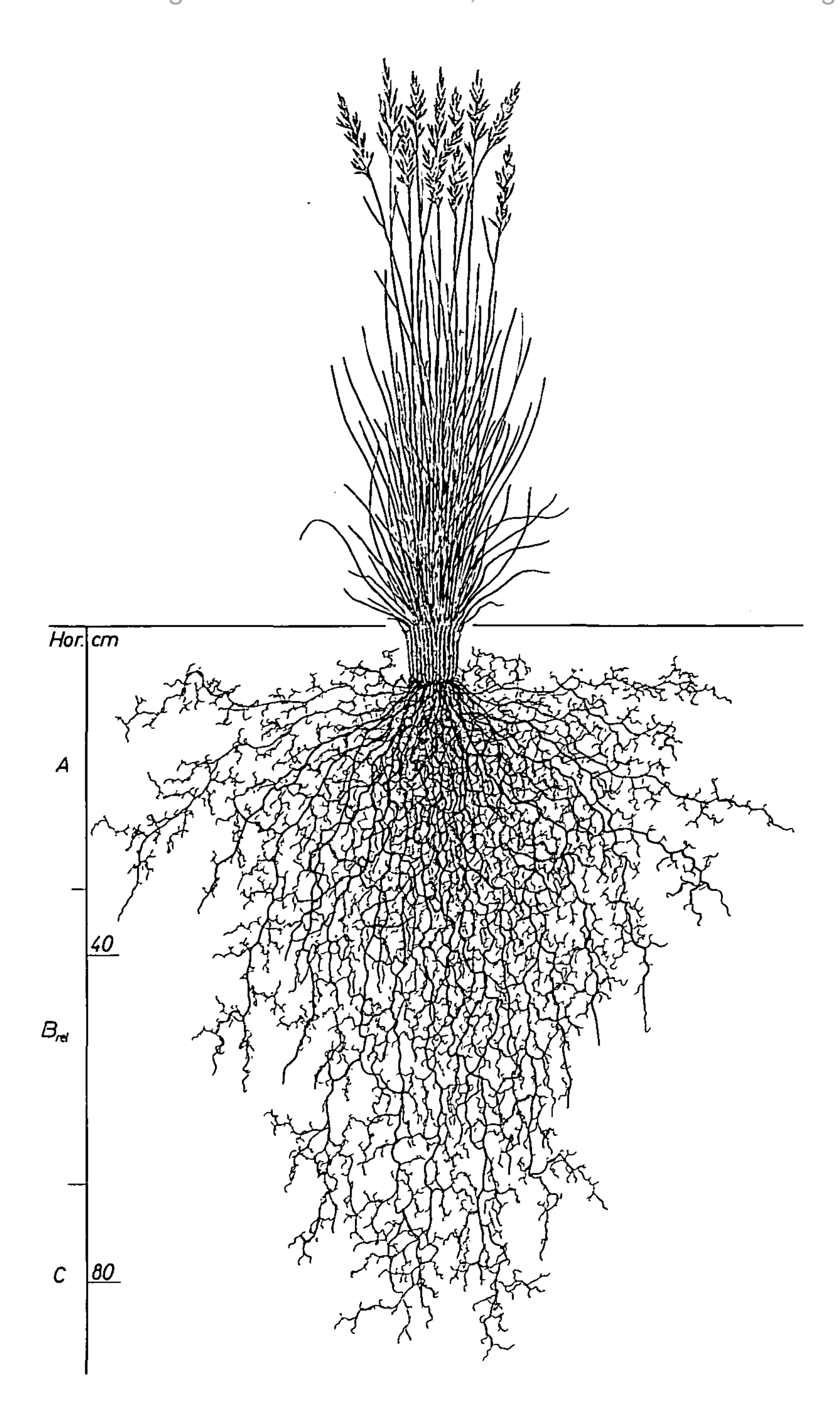


Abb. 267: Aufrechte Trespe *Bromus erectus*, in einem submediterranen Trockenrasen, Sistiana, bei Triest. Rotlehm, Hor.: A humoser Rotlehm, krümelig, B_{rel} Rotlehm, steinig, C zerklüftetes Kalkgestein.

Die **Pannonische Platterbse** *Lathyrus pannonicus* (Abb. 268) wächst in Istrien auf Rotlehm in Halbtrockenrasen, die sich an Unterhängen oder in Muldenlagen befinden. Ihre geringere Widerstandsfähigkeit gegen Trockenheit zeigt sich auch in ihrem Vorkommen in mageren Feuchtwiesen. Aus der gestauchten Grundachse gehen Blatt- und Blütentriebe sowie mehrere sproßbürtige Wurzeln hervor. Diese sind zunächst walzlich oder rübenförmig verdickt, dann dünn und reich verzweigt. Sie breiten sich ausschließlich im Feinboden aus und erreichen daher keine größeren Tiefen.

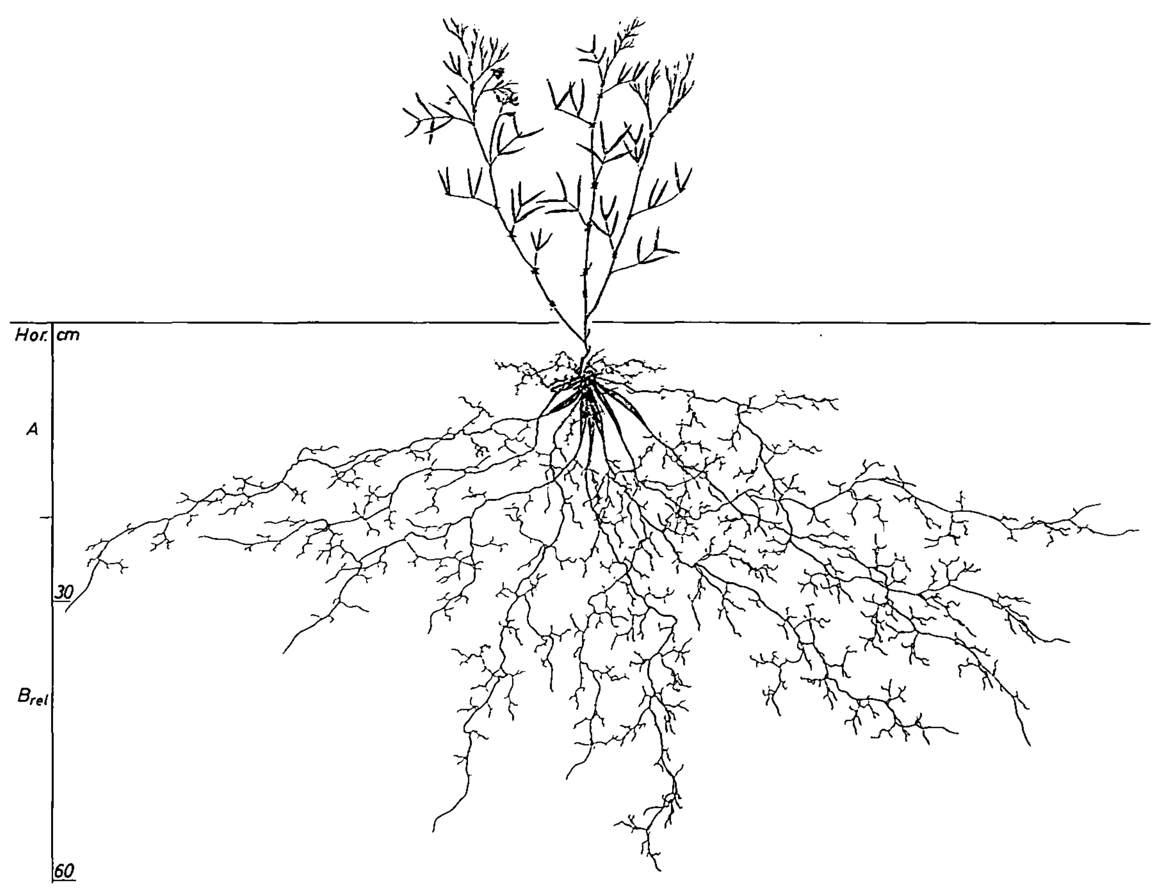


Abb. 268: Pannonische Platterbse *Lathyrus pannonicus,* Sproßwurzelpflanze, Halbtrockenrasen, Lipica, bei Triest. Rotlehm, Hor.: A humoser Rotlehm, krümelig, B_{rel} Rotlehm, schwach steinig.

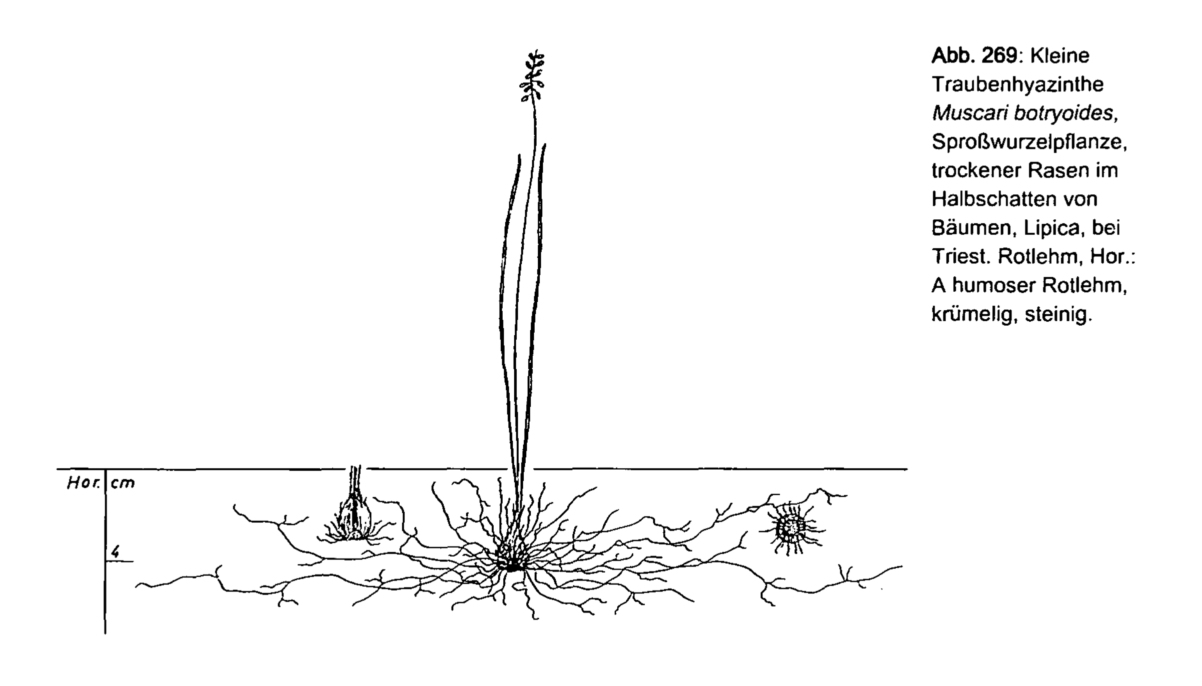


Abb. 269: Kleine Traubenhyazinthe *Muscari botryoides,* Sproßwurzelpflanze, trockener Rasen im Halbschatten von Bäumen, Lipica, bei Triest. Rotlehm, Hor.: A humoser Rotlehm, krümelig, steinig.

Die **Kleine Traubenhyazinthe** *Muscari botryoides* (Abb. 269) kommt gelegentlich in feuchten, frischen oder halbtrockenen, mageren Grünlandbeständen vor. In Istrien wächst sie in lückigen, trockenen Rasen im Halbschatten von Sträuchern und Bäumen auf steinigem Rotlehm. Die Zwiebel liegt rel. flach im Boden. Die Sproßwurzeln, die am Rand des Zwiebelkuchens entspringen, wachsen seitwärts und aufwärts. Ihre Verzweigung ist sehr gering.

Der **Schmalblatt-Milchstern** *Ornithogalum kochii* (Abb. 270) wächst im Karst in stark verheideten, lückigen Trockenrasen auf flachgründigem Rotlehm. Die Zwiebel liegt ca. 5-10 cm tief im Boden. Die weißen Wurzeln wachsen seitwärts und aufwärts. Ihre Verzweigung ist sehr gering.

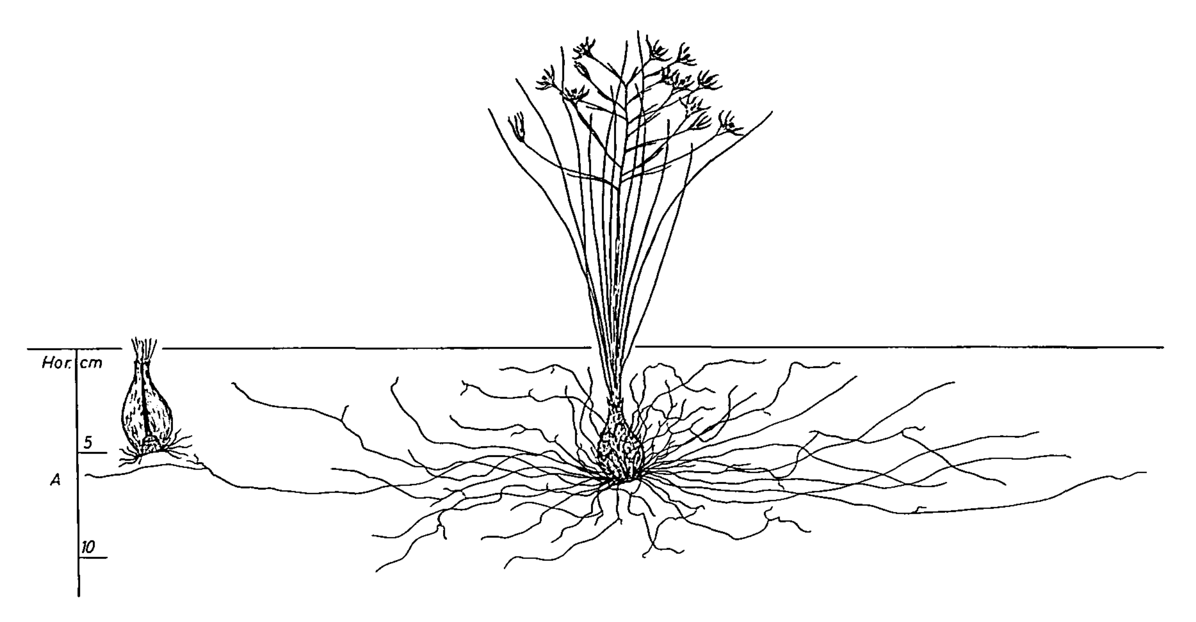


Abb. 270: Schmalblatt-Milchstern *Ornithogalum kochii*, Sproßwurzelpflanze, verheideter, lückiger Trockenrasen, Lipica, bei Triest. Rotlehm, Hor.: A humoser Rotlehm, krümelig, steinig.

Die **Kantabrische Winde** *Convolvulus cantabrica* (Abb. 271) wächst im Karst in Kalkfelsfluren und in lückigen Trockenrasen auf flachgründigem Rotlehm oder in Kalksteinklüften, die mit Erde aufgefüllt sind. Die rübenförmig verdickte Polwurzel verjüngt sich sehr rasch. Sie verzweigt sich in mehrere Seitenwurzeln, die zu kräftigen Strängen heranwachsen. Die Wurzelstränge breiten sich seitwärts aus und wenden sich auch in Richtung Bodenoberfläche. Nahe Flur bilden sie oft ein dichtes Netz von Faserwurzeln, die den Niederschlag rasch aufnehmen können. Ihre Trockenresistenz ist hoch.

Der **Echte Salbei** *Salvia officinalis* (Abb. 272) wächst im Mediterrangebiet vorwiegend in Felsfluren, seltener in lückigen Trockenrasen. Die dicke Polwurzel verjüngt sich sehr rasch. Die annähernd gleich kräftigen, fein verzweigten Wurzelstränge breiten sich vorwiegend in den oberen und mitteltiefen Bodenschichten aus. Diese Art der Wurzelverteilung ermöglicht eine rasche Wasseraufnahme nach Niederschlägen.

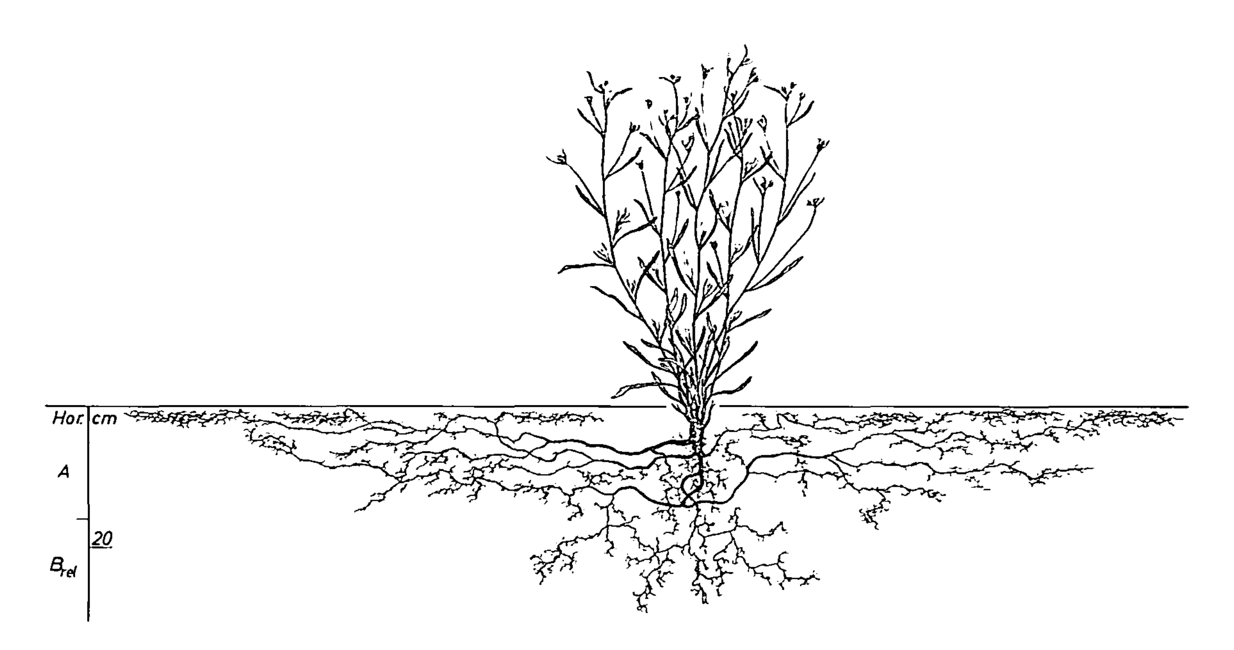


Abb. 271: Kantabrische Winde *Convolvulus cantabrica*, lückiger Trockenrasen, Sistiana, bei Triest, flachgründiger Rotlehm, Hor.: A humoser Rotlehm, krümelig, steinig, B_{rel} Rotlehm, stark durchsetzt mit Kalkgrus.

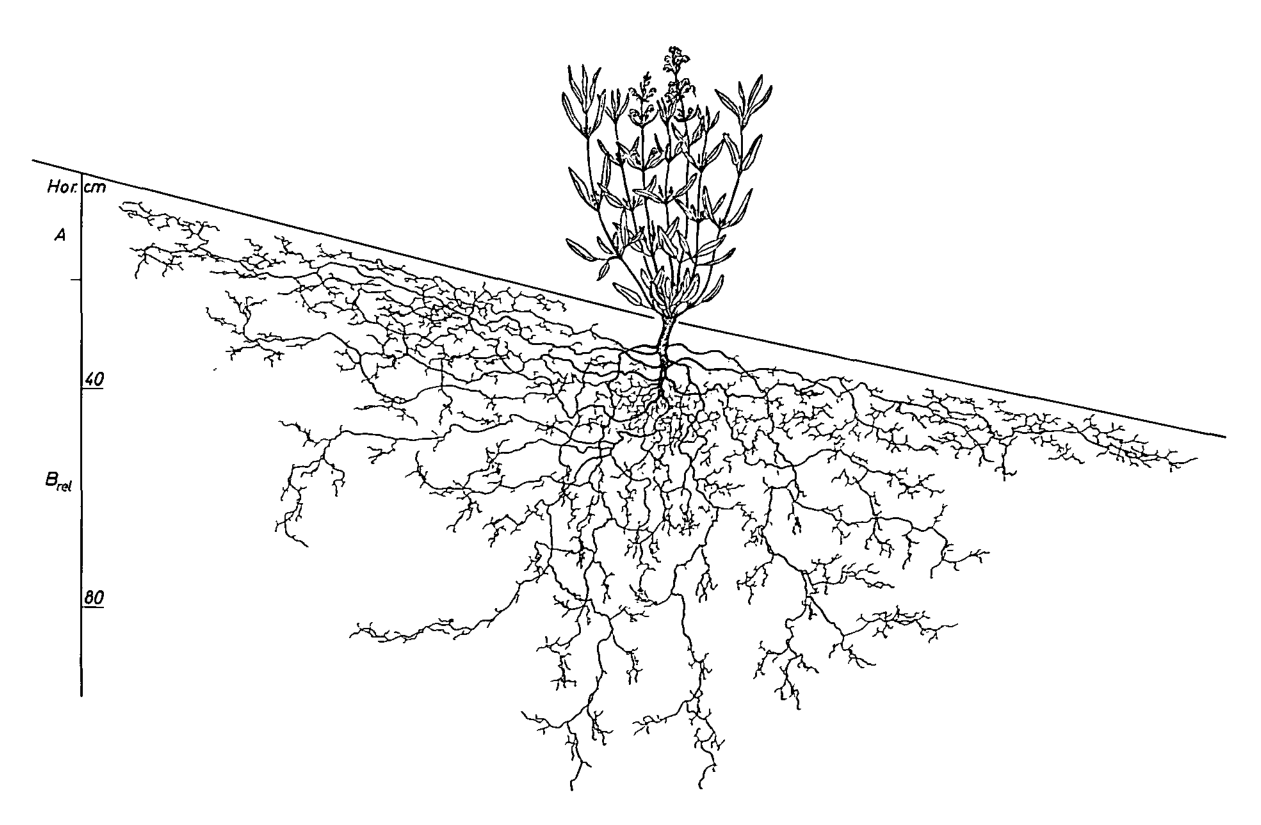


Abb. 272: Echter Salbei *Salvia officinalis*, steinige Kuppe eines Trockenrasens, Sistiana, bei Triest, Rotlehm, Hor.: A humoser Rotlehm, krümelig, steinig, B_{rel} Rotlehm, stark durchsteint, übergehend in zerklüftetes Kalkgestein.

Die **Natternkopf-Lotwurz** *Onosma javorkae* (Abb. 273) kommt häufig zusammen mit dem Echten Salbei in Felsfluren oder in lückigen Trockenrasen auf steinigem Rotlehm vor. Die kräftige Polwurzel verjüngt sich ebenfalls rasch. Die reich verzweigten Seitenwurzeln breiten sich in ähnlicher Weise in den oberen und mittleren Bodenschichten aus. Die einseitige Bewurzelung der dargestellten Pflanze ist durch große Gesteinsblöcke im Boden bedingt.

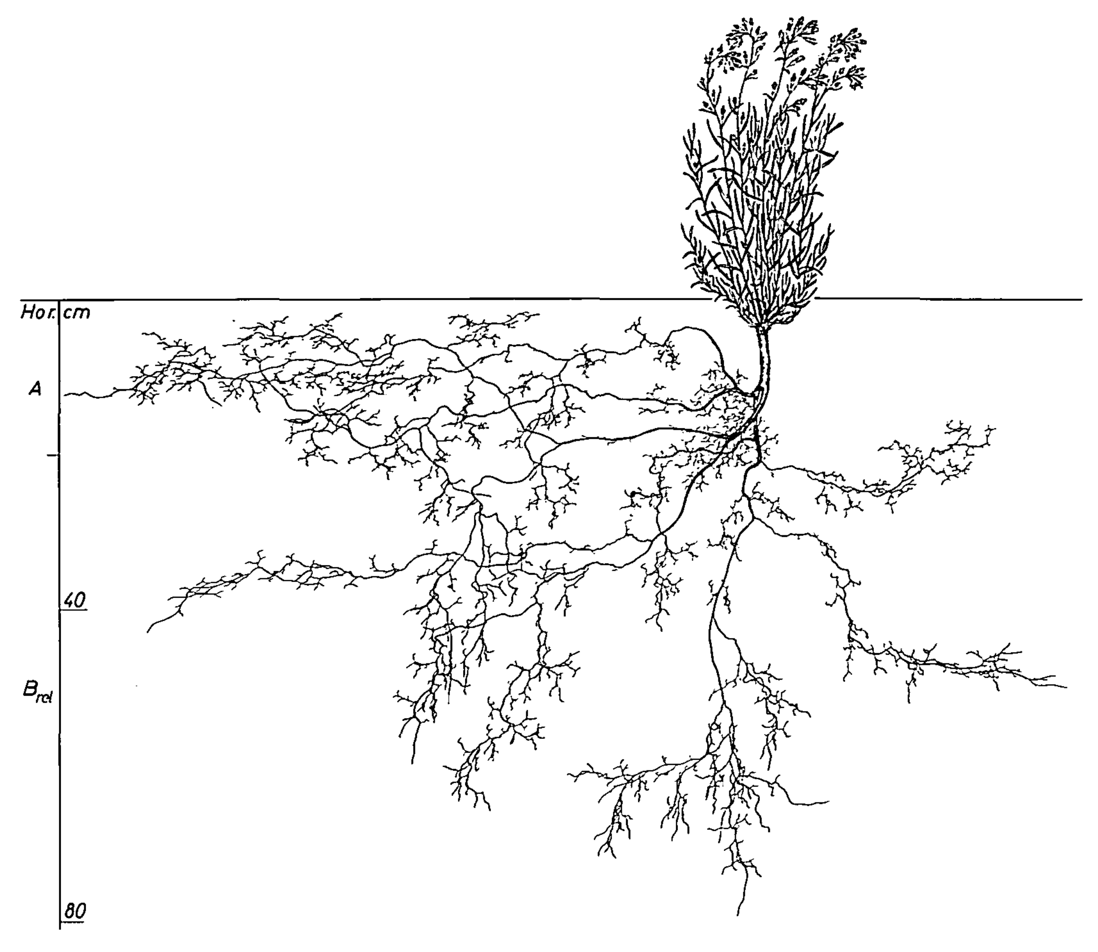


Abb. 273: Natternkopf-Lotwurz *Onosma javorkae*, steinige Kuppe eines Trockenrasens, Sistiana, bei Triest, Rotlehm, Hor.: A humoser Rotlehm krümelig, steinig, B_{rel} Rotlehm, mit Kalkschutt durchsetzt.

Der **Strauchige Spargel** *Asparagus acutifolius* (Abb. 274) wächst im Triester Karst auf den wärmsten Plätzen (POLDINI, 1989) in Lichtungen des Flaumeichen-Waldes auf steinigem Rotlehm. Aus der gestauchten Grundachse gehen zahlreiche Sproßtriebe und sproßbürtige Wurzeln hervor. Die dicken, fleischigen, weißlichgelben Speicherwurzeln sind wenig verzweigt. Die dünnen Wurzeln sind drahtig, gelbbraun und reich feinverzweigt. Die Wurzeln breiten sich vorwiegend flach in den oberen Bodenschichten aus. Einige können auch in Klüften von Steinen, in denen es länger feucht bleibt, tiefer eindringen.

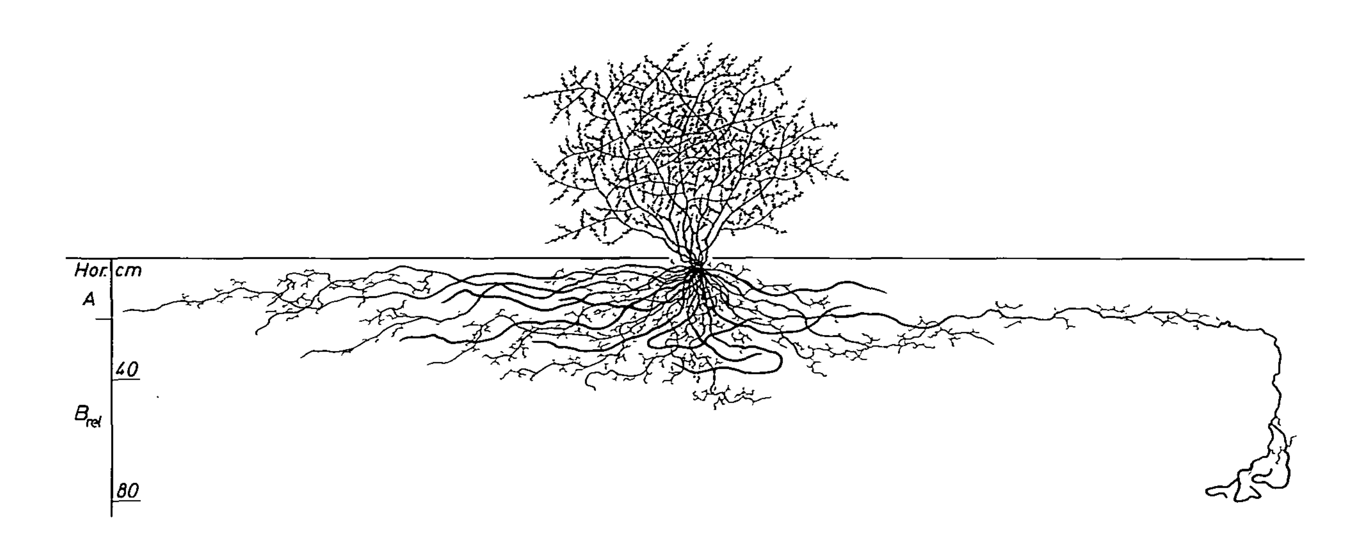


Abb. 274: Strauchiger Spargel *Asparagus acutifolius,* Lichtung eines schütteren Flaumeichen-Waldes, Sistiana, bei Triest, Rotlehm, Hor.: A humoser Rotlehm, krümelig, steinig, B_{rel} Rotlehm, durchsetzt mit Kalkschutt.

5.2.4. Einfluß der Bodenfeuchte auf die Bewurzelung der Pflanzen im mediterranen Raum.

Der mediterrane Raum ist wesentlich wärmer und trockener als der submediterrane. Vor allem das Niederschlagsdefizit in der warmen Jahreszeit ist viel höher. In Triest beträgt das Jahresmittel der Temperatur 14° und der Jahresniederschlag 961 mm. In Malta steigt das Jahresmittel der Temperatur auf 19° an. Der Jahresniederschlag sinkt auf 640 mm ab. In Triest fallen von April bis einschließlich September 474 mm, in Malta nur 102 mm Regen (RUDLOFF, 1981). Die wesentlich höhere Trockenheit vor allem in der heißen Jahreszeit führt im Mediterran zur Vorherrschaft der Hartlaubgewächse. Der sommergrüne Flaumeichen-Wald weicht in Malta dem immergrünen Steineichen-Wald. In der Sekundärvegetation treten auf trockenen Landböden an die Stelle der Trockenrasen die mediterranen Zwergstrauchheiden. Die Thero- und Geophyten nehmen weiter zu. Bei den ausdauernden krautigen Pflanzen sind die unterirdischen Speicherorgane in Form von Zwiebeln, Knollen und rübenförmig verdickten Polwurzeln stark entwickelt und weit verbreitet. Bei den Zwergsträuchern tritt starke Verholzung von Sproß und Wurzel ein. Die Blattflächen werden verringert, und die Sukkulenz der Blätter nimmt zu. Die Spreiten der Gräser werden schmäler. Die Bewurzelung wird stark erhöht. Der Trockenschutz der unterirdischen Organe ist durchwegs hoch.

Die **Dünen-Trichternarzisse** *Pancratium maritimum* (Abb. 275) wächst am Meeresstrand hinter dem Spülsaum auf Sand in prachtvollen, weißblühenden Beständen. Sie bildet eine große Zwiebel und Nebenzwiebeln, die mit der Mutterzwiebel verbunden bleiben. Nach Überwehung mit Sand können ihre Sprosse aus rel. großer Tiefe zur Oberfläche emporwachsen. Die weißen Wurzeln sind bis 6 mm dick und wenig verzweigt. Sie dringen in die grundfeuchten Sandschichten vor. Die gelblichweißen Wurzeln sind nur bis 2,5 mm dick und stärker feinverzweigt. Sie wachsen zum Teil sogar senkrecht aufwärts.

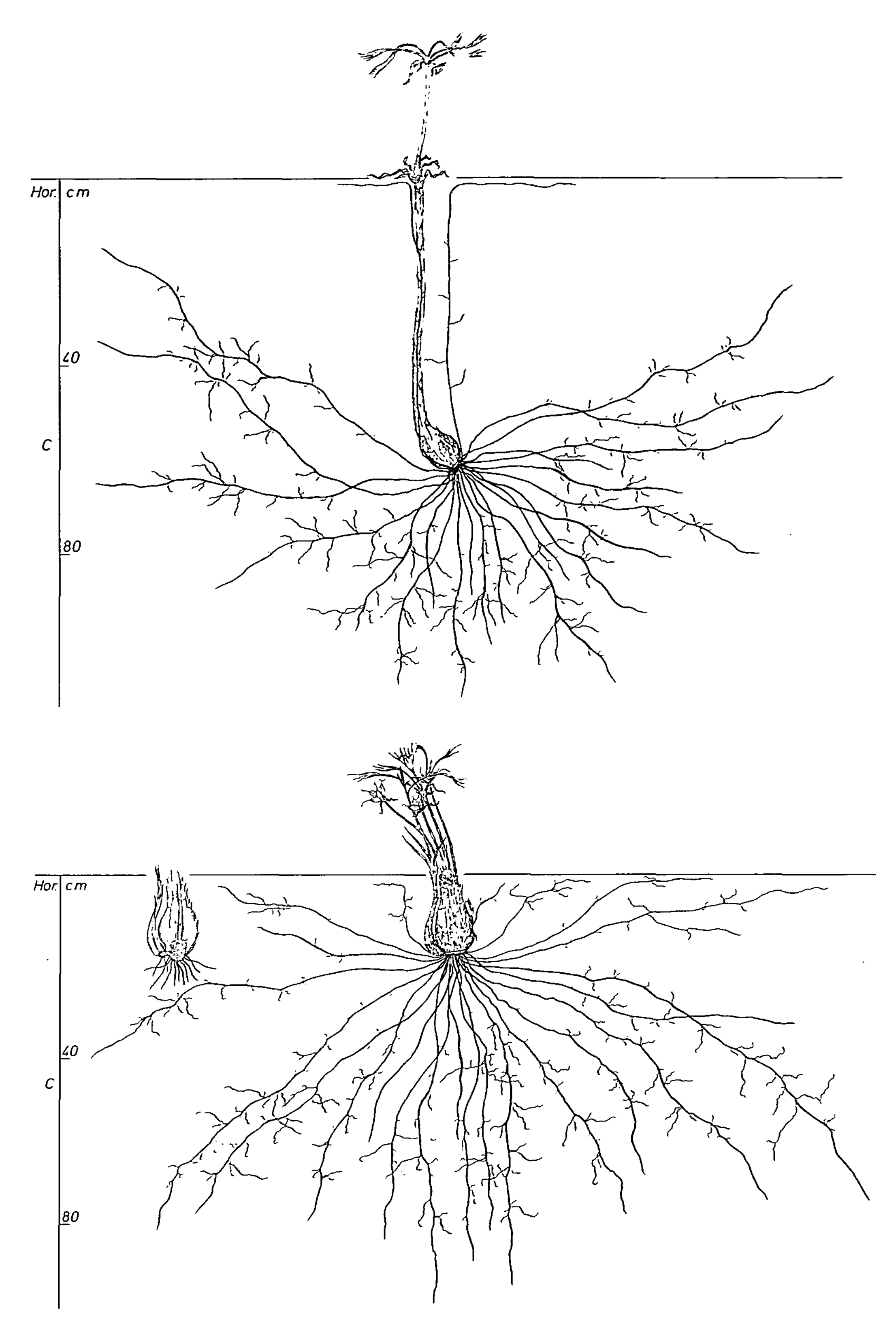


Abb. 275: Dünen-Trichternarzisse *Pancratium maritimum*, hinter dem Spülsaum am Meeresstrand auf Sand, Malta. Hor.: C loser Sand, ab 80 bis 90 cm Tiefe grundfeucht.

Die **Meerzwiebel** *Urginea maritima* (Abb. 276) wächst außerhalb des Strandbereiches auf sehr flachgründigen, steinigen Böden. Die Zwiebel, die bis über 10 cm dick sein kann, befindet sich unmittelbar unter der Bodenoberfläche. Vor Austrocknung ist sie durch eine dichte Umhüllung aus Blattresten geschützt. Die Sproßwurzeln sind über eine längere Strecke bis 8 mm dick. Dann verzweigen sie sich auffallend fächerförmig in mehrere dünne Wurzelstränge. Die braunen Wurzeln breiten sich über dem steinigen Untergrund flach aus. Einige wachsen aufwärts und durchdringen die feinerdereicheren Schichten.

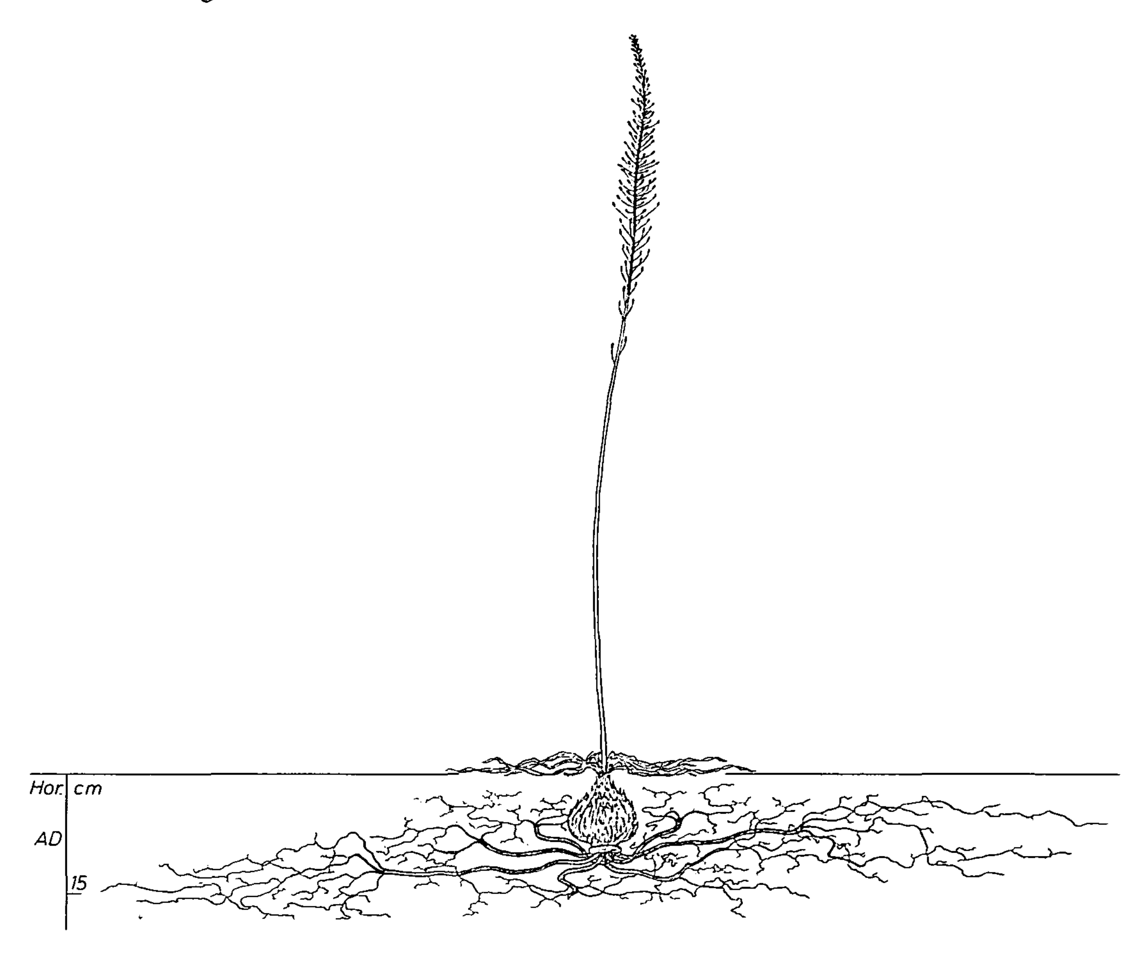


Abb. 276: Meerzwiebel *Urginea maritima*, auf erodiertem, flachgründigem Rotlehm, Malta. Hor.: AD humoser Rotlehm zwischen plattigem Kalkschutt. Aus LICHTENEGGER & KUTSCHERA (1993).

Festuca jeanpertii wächst in Rhodos am Meeresstrand auf Dünensand, der in tieferen Schichten vom Meerwasser grundfeucht ist, in ausgedehnten, dichten Beständen. Die Art bildet ein sehr reich verzweigtes, sich weit ausbreitendes Grundachsensystem. Die alten Grundachsen liegen tiefer als die jungen. Das Aufsteigen des Grundachsensystems dürfte, wie beim Strandhafer *Ammophila arenaria,* mit der Sandüberlagerung zusammenhängen. Einzelne Seitentriebe der Grundachsen sind rhizomartig verdickt und stark gestaucht. Sie erhöhen das Speichervermögen, das nach völliger Sandüberdeckung das Überdauern der Art sichern kann. Die aus rel.

großen Tiefen aufwärts wachsenden Sproßtriebe bestocken sich nahe Flur und bilden so Büschel von Laubtrieben. Die Sproßwurzeln, die an den plagiotrop verlaufenden Grundachsen meist in Büscheln entspringen, wachsen vorwiegend abwärts, bis sie die grundfeuchten Schichten erreichen. Die Sproßwurzeln, die von den aufwärts wachsenden Sproßtrieben ausgehen, verlaufen vorwiegend seitwärts. Die Wurzelstränge sind drahtig und wenig feinverzweigt.

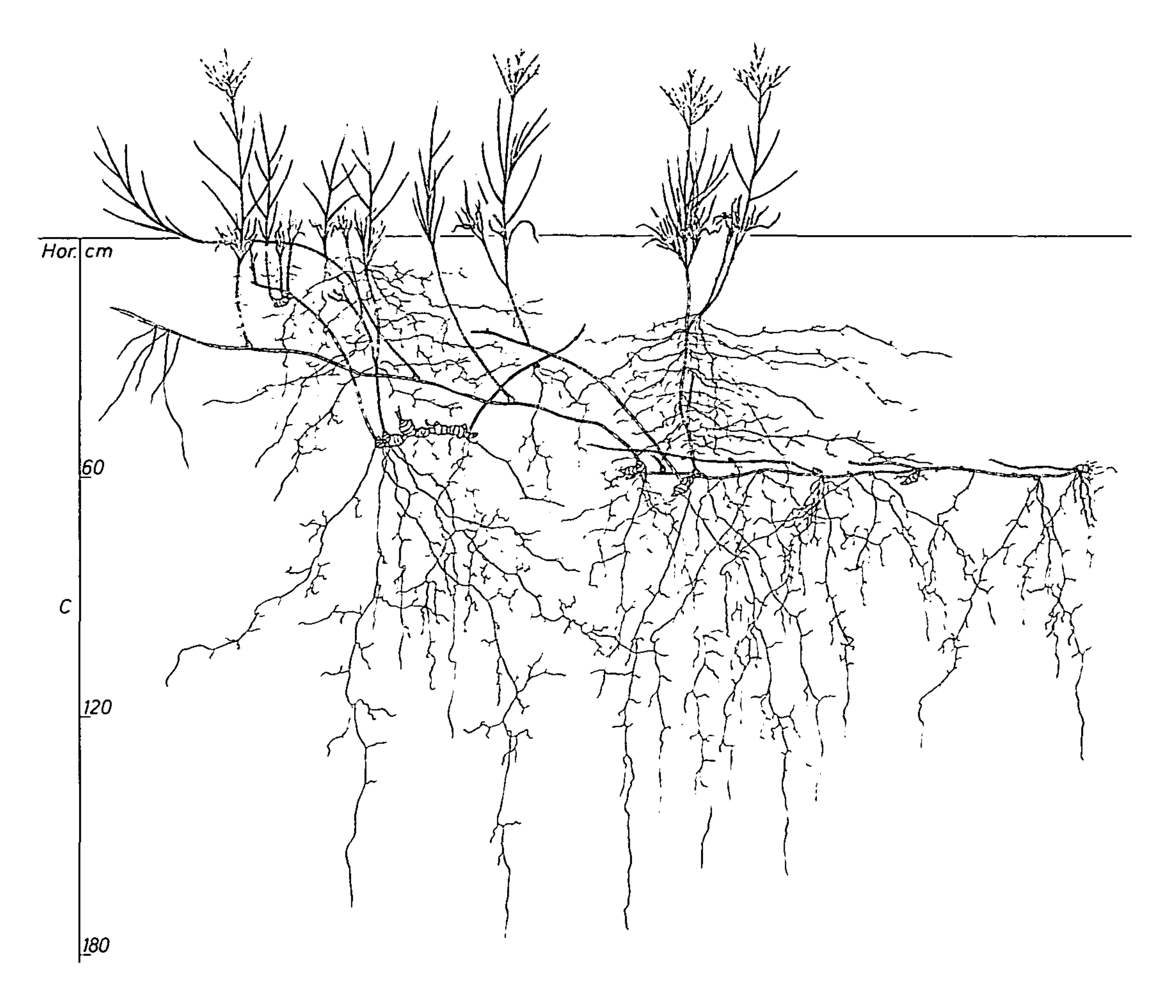


Abb. 277: *Festuca jeanpertii*, auf Dünensand am Meeresstrand von Rhodos. Hor.: C Dünensand, ab ca. 120 cm grundfeucht.

Das **Rutenkraut** *Ferula communis* (Abb.278) ist häufig in Unkraut- und Ruderalfluren auf steinigen Böden zu finden. Die tiefer unter Flur ansetzenden Sprosse sind dicht mit Resten von Blattscheiden umhüllt. Die rübenförmig verdickten Polwurzeln erreichen einen Durchmesser bis über 30 cm. Die zunächst ebenfalls stark verdickten Seitenwurzeln verjüngen sich rasch und verzweigen sich in lange, dünne Seitenwurzeln 1. und 2. Ordnung. Auf dem mächtigen Rotlehmkolluvium an einem steilen Südhang dringen die Wurzeln tief in den Boden ein. Ein Teil der Wurzeln wächst aufwärts.

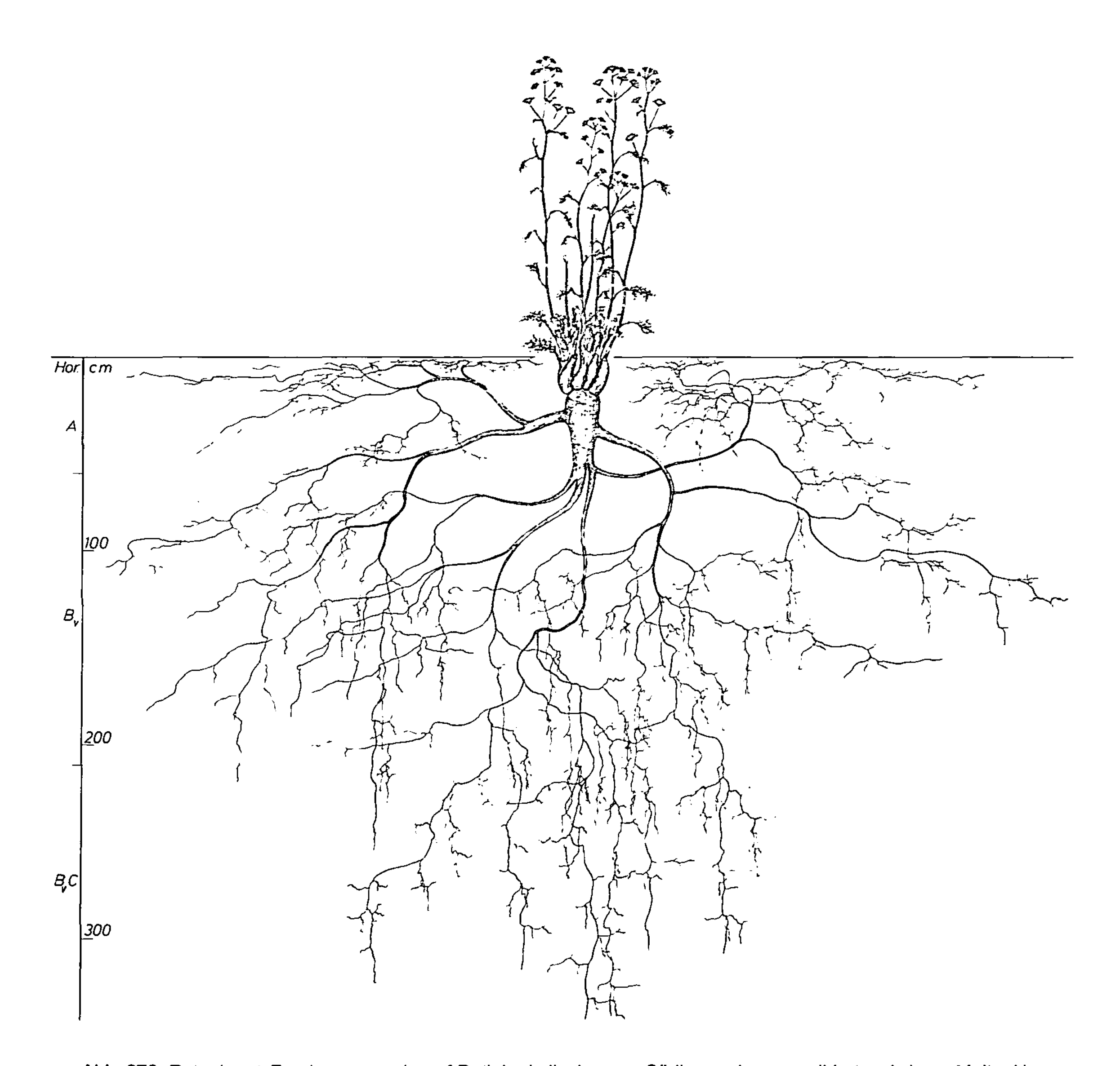


Abb. 278: Rutenkraut *Ferula communis,* auf Rotlehmkolluvium am Südhang eines verwilderten Ackers, Malta. Hor.: A humoser Rotlehm, B_{rel} Rotlehmkolluvium, durchsetzt mit Kalkschutt, BC Kalkschutt, dazwischen Rotlehmkolluvium. Aus LICHTENEGGER & KUTSCHERA (1993).

Das **Gummitragende Spindelkraut** *Atractylis gummifera* (Abb. 279) kommt vereinzelt in lückigen Zwergstrauchbeständen auf sehr flachgründigen Böden vor. Die nahe unter Flur verlaufenden Grundachsen sind ausläuferartig verlängert und mit Niederblättern besetzt. Endwärts wenden sie sich nach oben und bilden eine Blattrosette. Die dicke, walzliche Polwurzel kann plötzlich über anstehendem Gestein enden. Sie verzweigt sich dann in einige Seitenwurzeln. Diese dringen in Felsspalten ein, die teilweise mit Erde ausgefüllt sind.

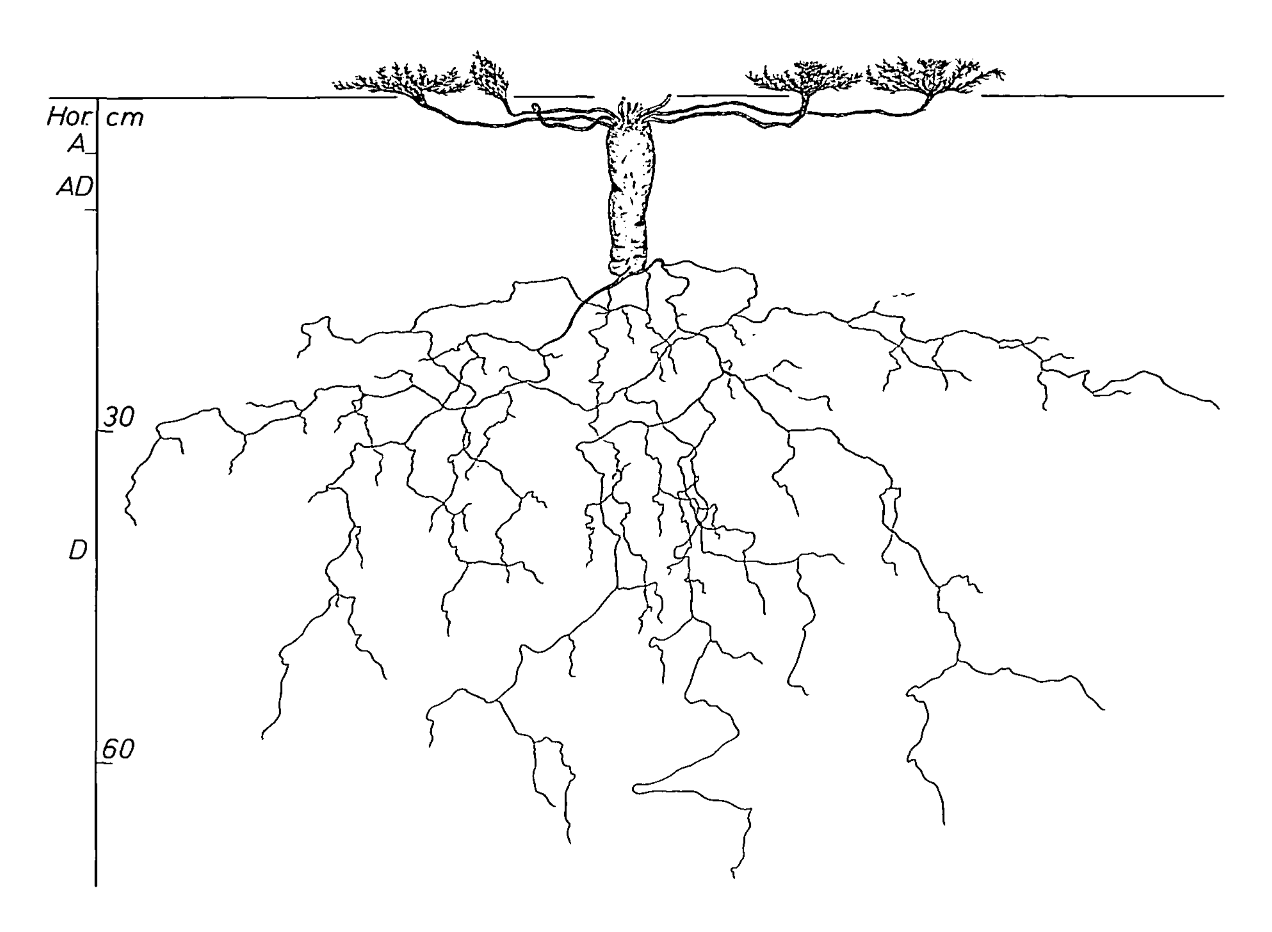


Abb. 279: Gummitragendes Spindelkraut *Atractylis gummifera*, in lückiger Zwergstrauchheide auf flachgründigem Rotlehm, Malta. Hor.: A humoser Rotlehm, krümelig, AD humoser Rotlehm, stark steinig, D zerklüfteter Kalk, Spaltenfüllung mit Rotlehm.

Der **Kopfige Thymian** *Thymus capitatus* (Abb. 280) kommt zusammen mit dem Gummitragenden Spindelkraut auf sehr flachgründigem Rotlehm vor. Die aufwärts wachsenden Sproßtriebe setzen unter Flur an, verzweigen sich aber erst in Flurnähe stärker in Seitensprosse. Unter Flur können sie einige dünne Sproßwurzeln bilden. Die stark verholzte, anfangs nur wenig verdickte Polwurzel dringt mit ihren Seitenwurzeln unter Bildung vieler Windungen tief in die mit Erde aufgefüllten Gesteinsspalten ein. Der kleine, verholzte Strauch erschließt sich so einen großen Bodenraum.

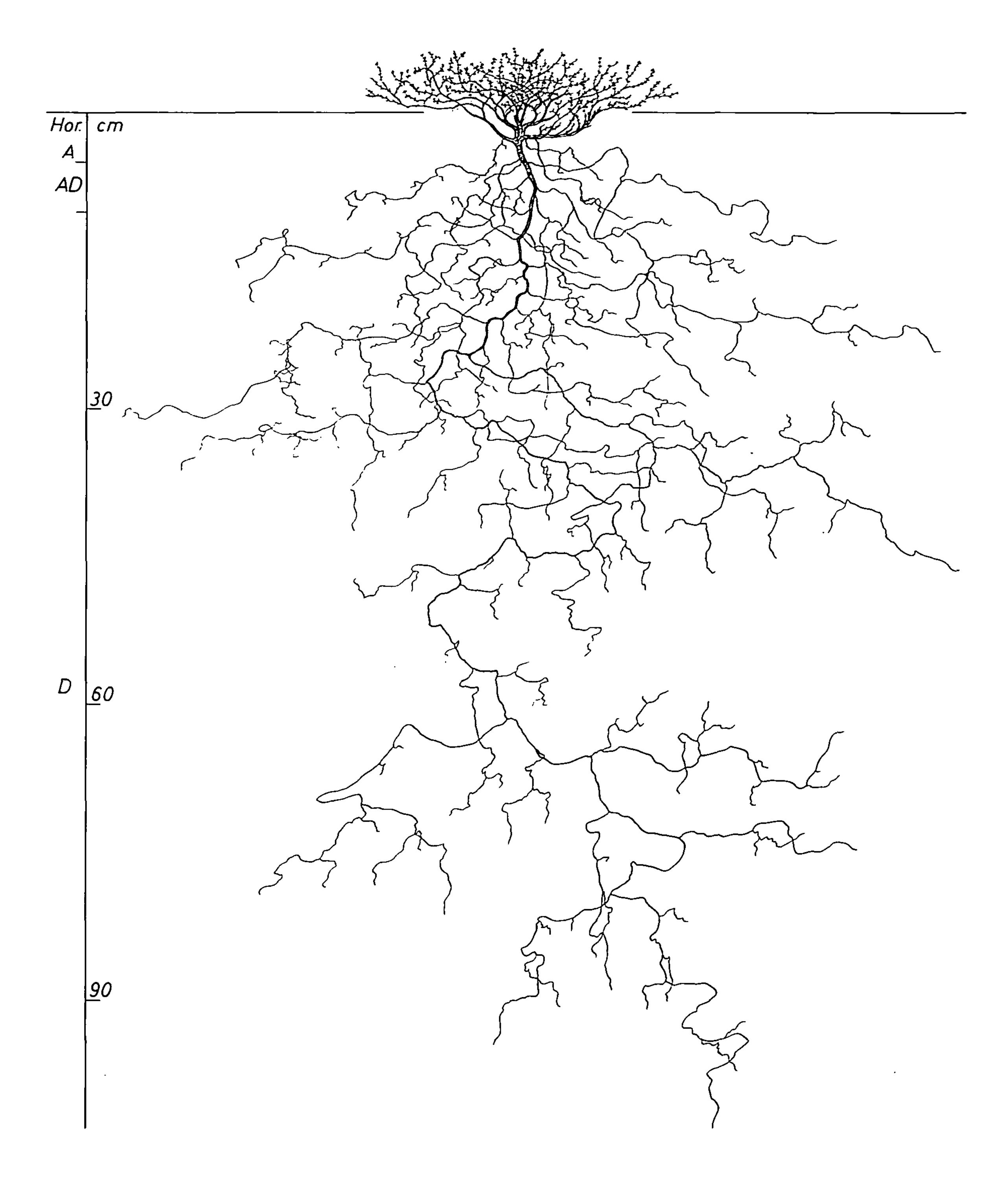


Abb. 280: Kopfiger Thymian *Thymus capitatus,* in lückiger Zwergstrauchheide auf flachgründigem Rotlehm, Malta. Hor.: A humoser Rotlehm, krümelig, AD humoser Rotlehm, stark steinig, D zerklüfteter Kalk, Spaltenfüllung mit Rotlehm.

5.2.5. Bewurzelung von Pflanzen in Trockengebieten Zentralasiens

In den warmen, kontinentalen Gebieten Zentralasiens sind die Wintertemperaturen niedrig und die Sommertemperaturen hoch. Einer stark erhöhten Verdunstung in der warmen Jahreszeit folgt eine stark eingeschränkte Verdunstung in der kalten Jahreszeit. Daher ist das Jahresmittel der Temperatur, das im Vergleich zu dem überhöhten Julimittel gering erscheint, auch in den stark kontinentalen Gebieten ein gutes Maß für den Wasserverbrauch. Die Niederschläge steigen ähnlich wie in Mitteleuropa mehr oder weniger gleichmäßig mit der Temperatur an.

5.2.5.1. Bewurzelung von Pflanzen in Kasachstan

Wurzeluntersuchungen wurden nur in der Waldsteppenzone im Raum von Almati und in der Halbwüste östlich des Ili-Flusses durchgeführt.

5.2.5.1.1. Bewurzelung von Pflanzen in der Waldsteppe

Der Raum von Almati liegt etwas südlicher als Florenz. In diesem Gebiet, das sich am Nordfuß des Zailijskij-Altau erstreckt, beträgt nach RUDLOFF (1981) das Mittel der Jännertemperatur -7°, der Julitemperatur 23° (wie in Venedig), der Jahrestemperatur 9° (wie in Berlin) und des Jahresniederschlages 581 mm (Wien 660 mm). Das Klima ist demnach trockener als im pannonischen Raum. Dem entspricht die Vegetation, die im naturnahen Zustand am ehesten als Waldsteppe bezeichnet werden kann. Auf tiefgründigen Feinsedimentdecken entstehen mächtige Schwarzerden. Im Gegensatz zu den Schwarzerden des Burgenlandes beginnt die Ausfällung des gelösten Kalkes schon in den oberen Bodenschichten. Es entstehen dadurch viel mächtigere Ca-Horizonte. Sie sind aber nicht so verfestigt, weil sich der ausgefällte Kalk über einen größeren Bodenraum verteilt. Daher können die Wurzeln weitgehend ungehindert eindringen. Die nachstehend abgebildeten Pflanzen wurden in einem krautreichen Steppenrasen auf tiefgründiger Schwarzerde freigelegt.

Ferula akitschkensis (Abb. 281) ist eine Polwurzelpflanze mit kurzem, senkrechtem Rhizom, das mit einem Bart alter, zerfranster Blattreste umhüllt ist. Die Polwurzel ist dick-fleischig, sehr brüchig und im oberen Teil mit einer blättrig aufgeschuppten Rinde umgeben. Sie sondert einen weißen, klebrigen Milchsaft ab.Die saftreiche Wurzel erhielt den Sproß noch 6 Stunden nach der Entnahme aus dem Boden frisch.

Libanotis schrenkeana (Abb.282) ist eine Polwurzelpflanze mit mehrköpfiger Grundachse. Die Blattsprosse sind an der Basis mit alten haarförmig zerfransten Blättern umgeben. Die Polwurzel verliert bald ihre Vorwüchsigkeit, indem sie sich in mehrere, nahezu gleich starke Seitenwurzeln verzweigt. Die Wurzeln wachsen vorwiegend abwärts. Mit Beginn der Kalkausfällungen setzt eine reichere Feinverzweigung ein.

Inula grandis (Abb. 283) wächst an feuchteren Unterhängen und in Mulden vorzugsweise auf tiefgründigen Böden. Die Polwurzel ist rübenförmig verdickt. Die Grundachse ist meist mehrköpfig. Die Blattbasen sind mit alten Blattresten umgeben. Diese alten Blatthüllen treten bei vielen Pflanzen auf. Sie verstärken den Schutz der Jungtriebe vor Kälte und Trockenheit. Aus den kurzen, verdickten Sprossen gehen vereinzelt Sproßwurzeln hervor, die erstarken und große Tiefen erreichen können. Trotz Vorherrschen der polbürtigen Bewurzelung ist die Art

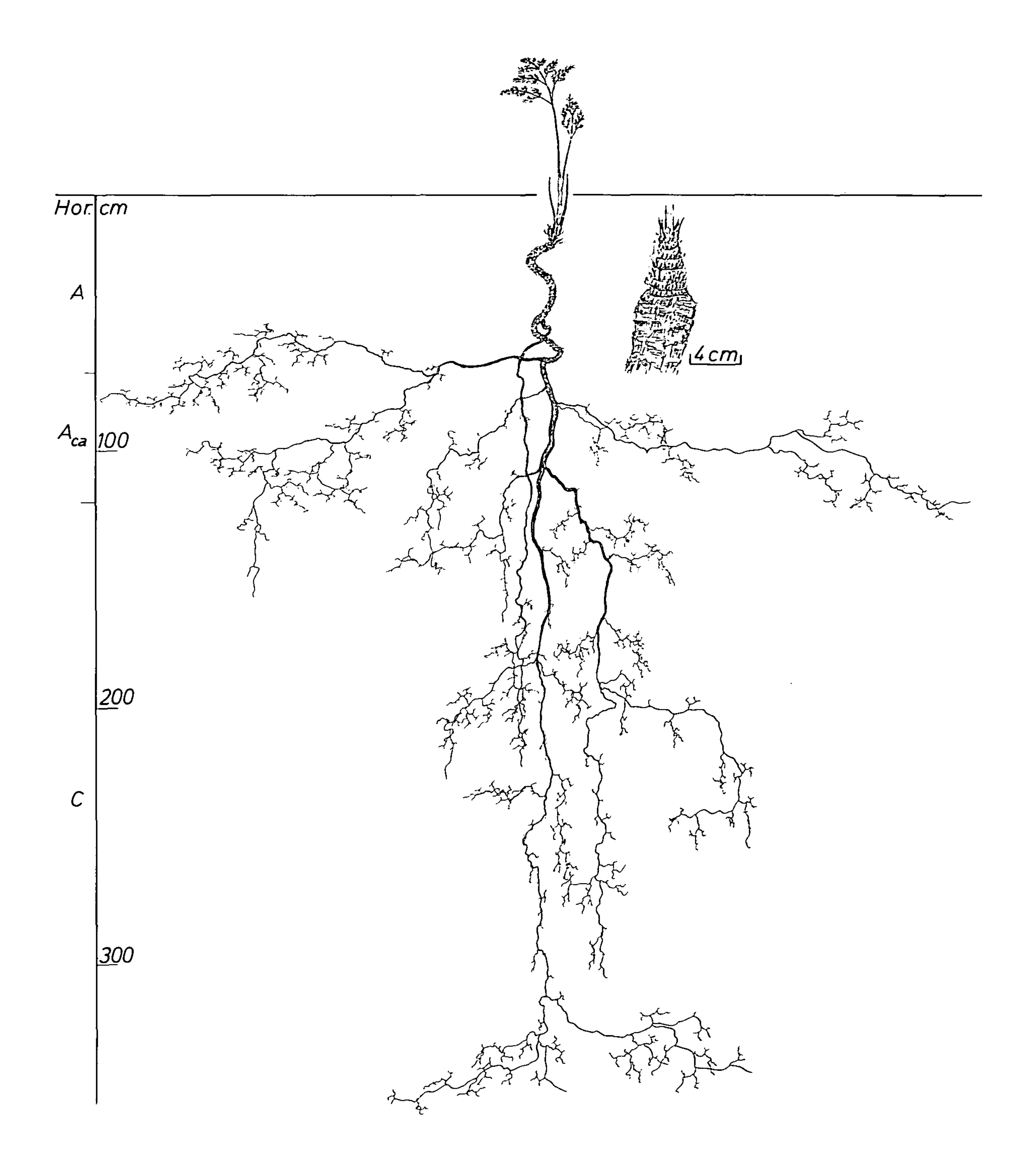


Abb. 281: *Ferula akitschkensis,* Schwarzerde, Hor.: A stark humoser, sandiger Lehm, krümelig, schwarzbraun, A_{ca} humoser Lehm, durchsetzt mit "Kalkschimmel", mäßig dicht. C schluffiger Lehm, gelbbraun.

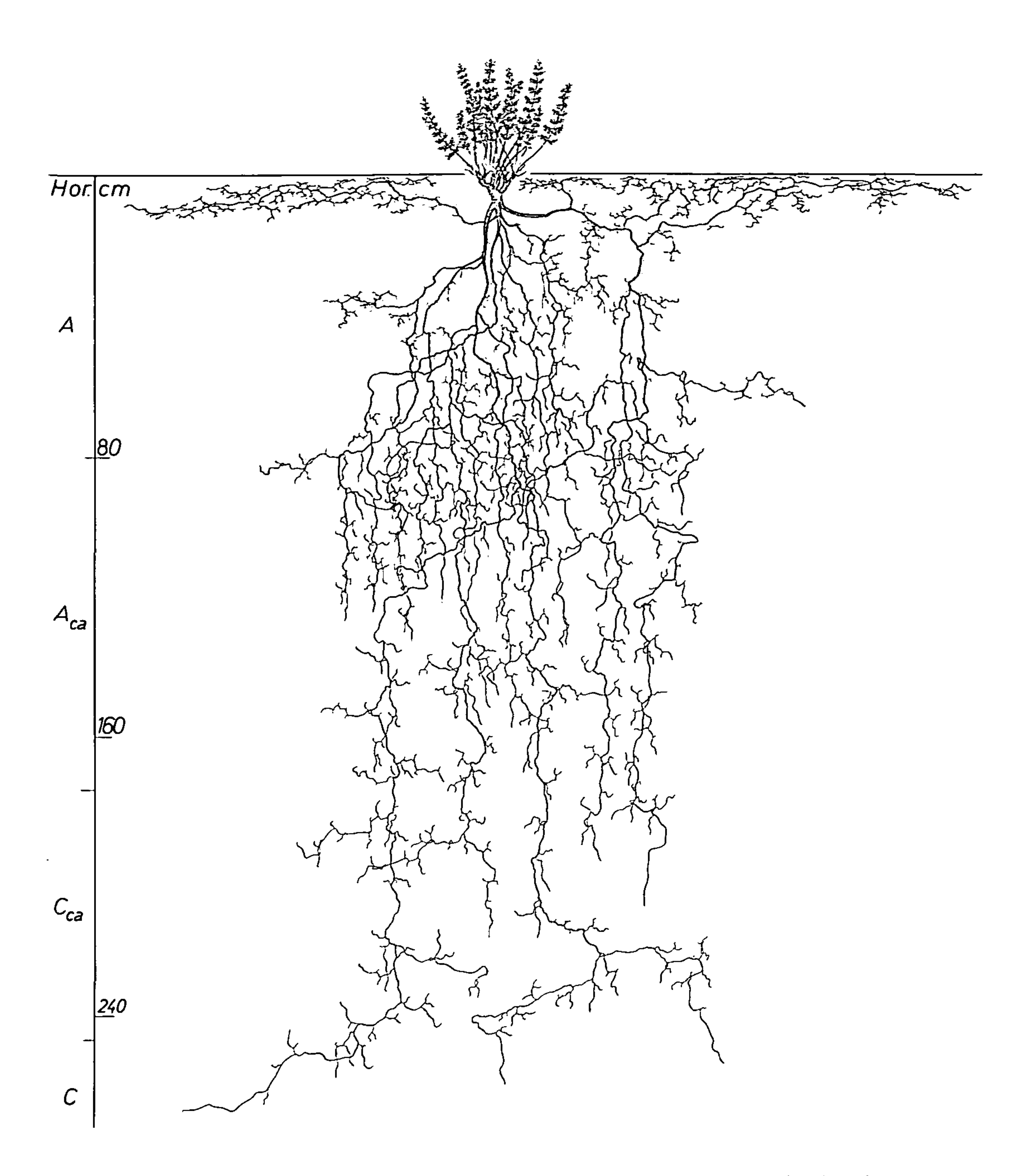


Abb. 282: *Libanotis schrenkeana*, Schwarzerde, Hor.: A stark humoser, sandiger Lehm, krümelig, schwarzbraun, A_{ca} humoser Lehm, mäßig dicht, durch Kalkausscheidungen weißschimmelig, C_{ca} steiniger Lehm, dicht, schwach kalkschimmelig. C steiniger Lehm, dicht.

bereits eine Polwurzel-Sproßwurzelpflanze. Die Wurzeln streben vorwiegend in die Tiefe und bilden einen annähernd zylinderförmigen Wurzelkörper, der für trockene, warme Standorte kennzeichnend ist.

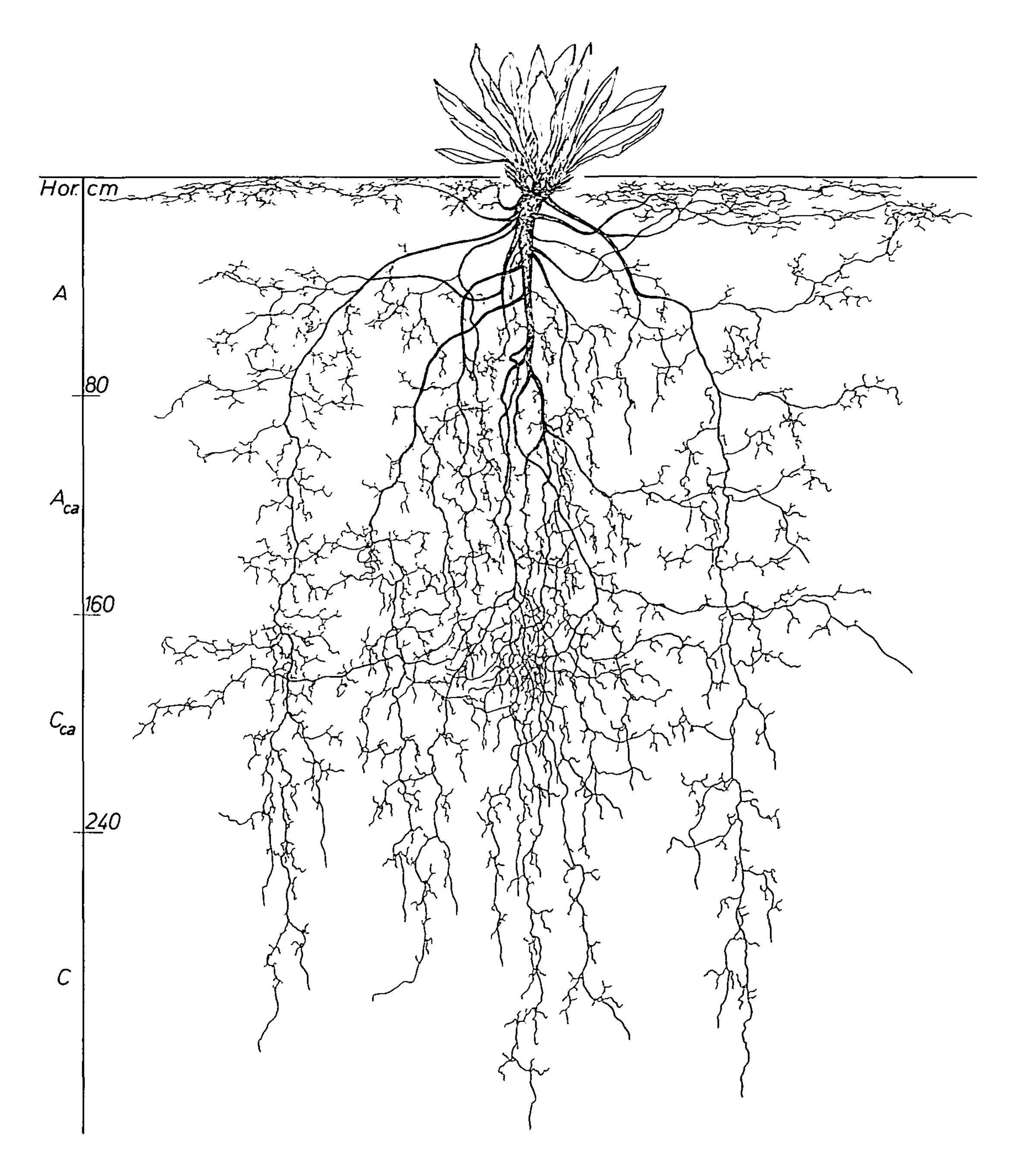


Abb. 283: *Inula grandis,* Einhang zu einer Mulde, leicht verbraunte Schwarzerde, Hor.: A stark humoser Lehm, im Krumenbereich krümelig, darunter ± dicht, dunkelbraun, A_{ca} humoser Lehm, hellbraun, dicht, durch Kalkausscheidungen weißschimmelig, C_{ca} Lehm, dicht, etwas kalkschimmelig, gelbbraun, C schwach steiniger Lehm, dicht, feucht.

Ligularia macrophylla (Abb. 284) ist noch stärker an feuchtere Standorte gebunden als *Inula grandis.* Sie ist ausschließlich sproßbürtig bewurzelt. Die Blattbasen sind wieder von einer Haartunika umhüllt. Die sproßbürtigen Wurzeln sind an der Basis bis 3 mm dick, gelb- bis dunkelbraun und über eine Länge von ca. 10 cm wenig verzweigt. Dann bilden sie je cm Länge 4-6 Seitenwurzeln 1. Ordnung. Das Wurzelsystem ist verkehrt kegelförmig und entspricht somit dem Wurzeltyp feuchterer Standorte. Mehrere Wurzeln wachsen schwach bogenförmig aufwärts bis knapp unter Flur und verlaufen danach waagrecht oder wenden sich kurz abwärts.

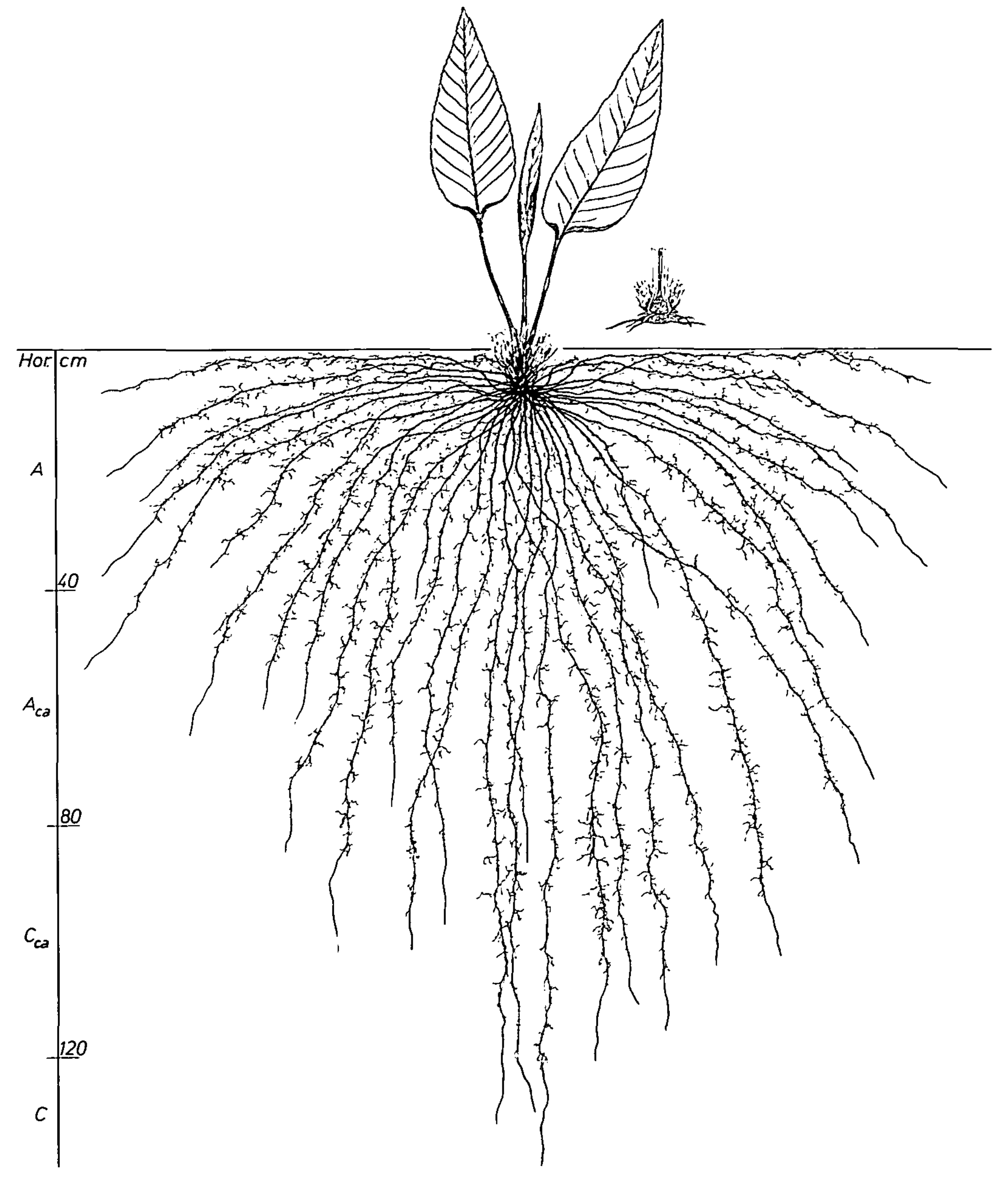


Abb. 284: *Ligularia macrophylla,* Feuchtrinne, leicht verbraunte Schwarzerde, Hor.: A stark humoser Lehm, im Krumenbereich krümelig, darunter dicht, dunkelbraun, A_{ca} humoser Lehm, hellbraun, dicht, durch Kalkausscheidungen leicht weißschimmelig, C_{ca} Lehm, dicht, schwach kalkschimmelig, gelbbraun, C toniger Lehm, gelbbraun, dicht, feuchter.

Eremurus robustus (Abb. 285) wächst ebenfalls auf unterzügigen Hängen. Der Blattgrund ist von Niederblattschuppen umgeben. Von der verdickten Sproßbasis gehen ebenfalls anfangs verdickte Sproßwurzeln aus. Sie sind an der Basis bis ca. 10 mm dick und im verdickten Abschnitt unverzweigt. Entlang den dünnen Abschnitten bilden sie wenige Seitenwurzeln 1. und 2. Ordnung. Die Bewurzelung von zehn *Eremurus*-Arten, darunter von *Eremurus robustus*, unter Kulturbedingungen von der Keimung bis in das 3. Jahr wurde von AKHMETOVA (1996) ausführlich beschrieben.

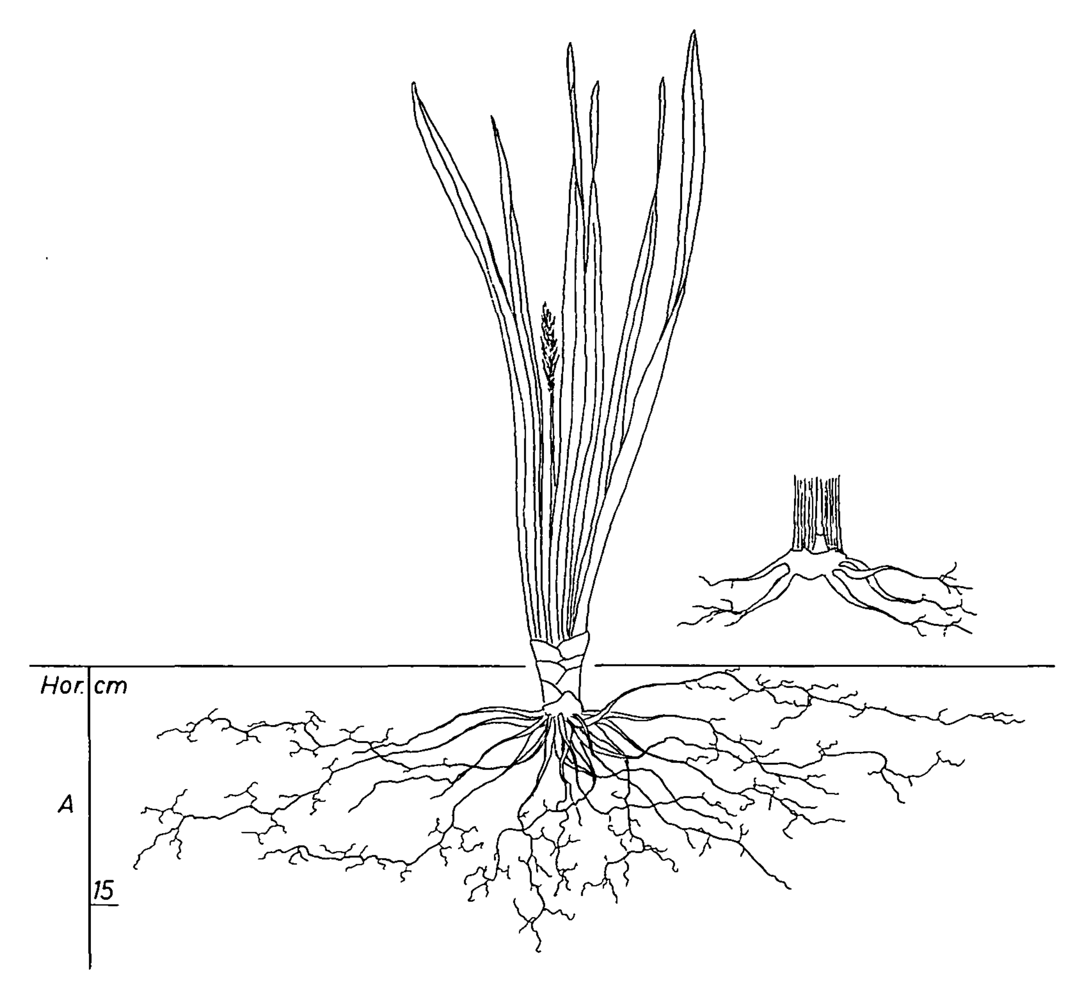


Abb. 285: *Eremurus robustus*, Feuchtrinne, leicht verbraunte Schwarzerde, Hor.: A stark humoser Lehm, krümelig, dunkelbraun.

Aegopodium podagraria (Abb.286) wächst im Halbschatten von Sträuchern oder Bäumen. Im Gegensatz zur mitteleuropäischen Form (vgl. KUTSCHERA & LICHTENEGGER, 1992) bildet diese Form keine langen Ausläufer, sondern ein stark verzweigtes, mehrköpfiges Grundachsensystem, das im gegenständlichen Fall von einer Mutterpflanze ausgeht, deren Grundachsenteil noch sichtbar ist. Es dürfte sich um eine stark abweichende Form oder um eine eigene Art handeln. Die weißlichen Sproßwurzeln sind ca. 3 mm dick und über mehr oder weniger lange Abschnitte unverzweigt.

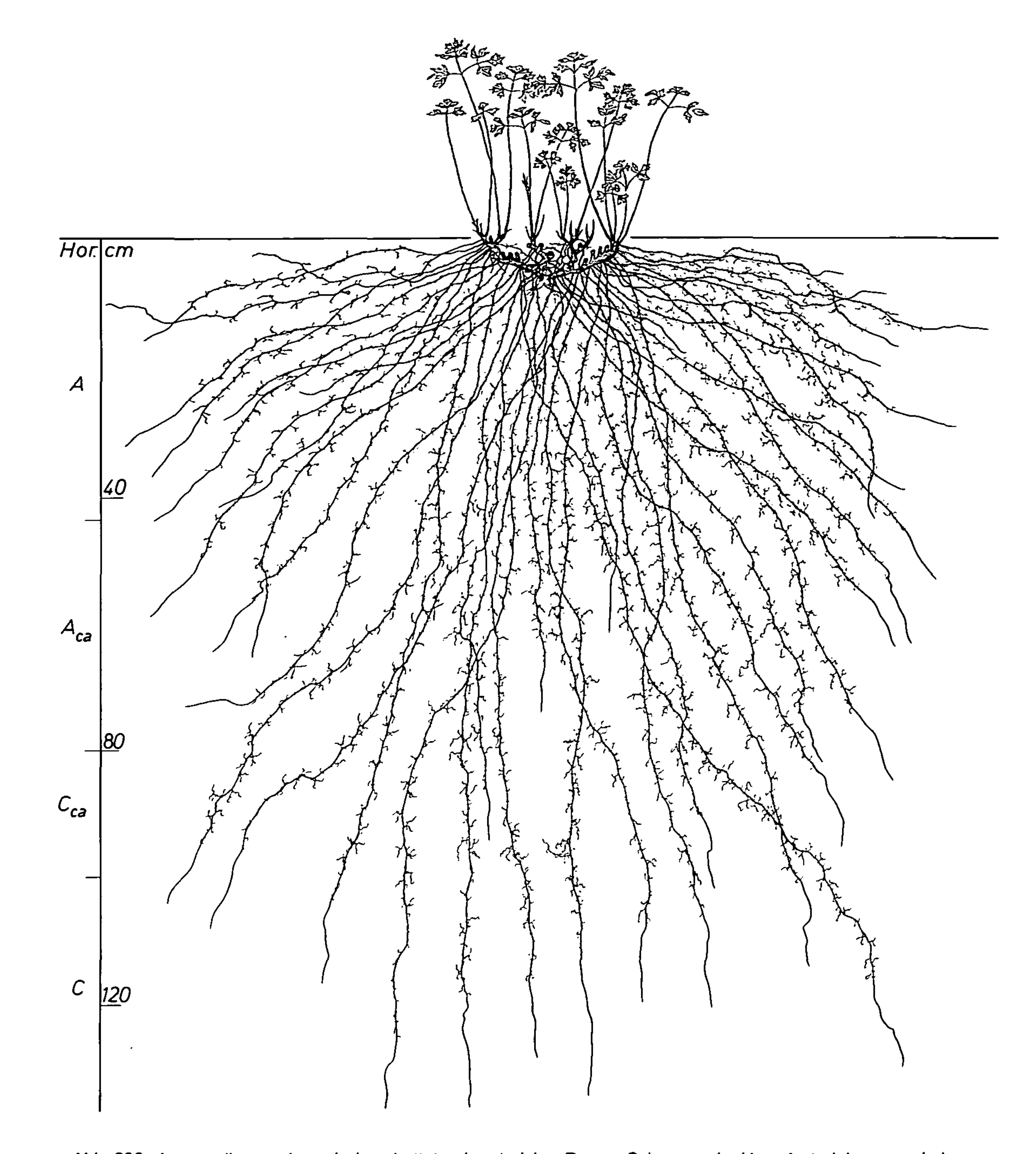


Abb. 286: *Aegopodium podagraria*, beschatteter, krautreicher Rasen, Schwarzerde, Hor.: A stark humoser Lehm, tiefreichend krümelig, schwarzbraun, A_{ca} humoser Lehm, Struktur schwach prismatisch, durch Kalkausscheidungen weißschimmelig, C_{ca} Lehm, dicht, kalkschimmelig, C Lehm, dicht.

Aegopodium alpestre (Abb. 287) wächst entlang von Bachläufen auf feuchten, beschatteten Standorten. Die Art bildet lange Ausläufer, die endwärts in Laubtriebe übergehen. An deren Basis setzen Seitentriebe den Ausläufer fort. An den Knoten der Ausläufer, vor allem aber am Grunde der Laubtriebe bilden sich Büschel von sproßbürtigen Wurzeln. Sie sind relativ stark feinverzweigt und im feuchten Boden wenig tiefreichend.

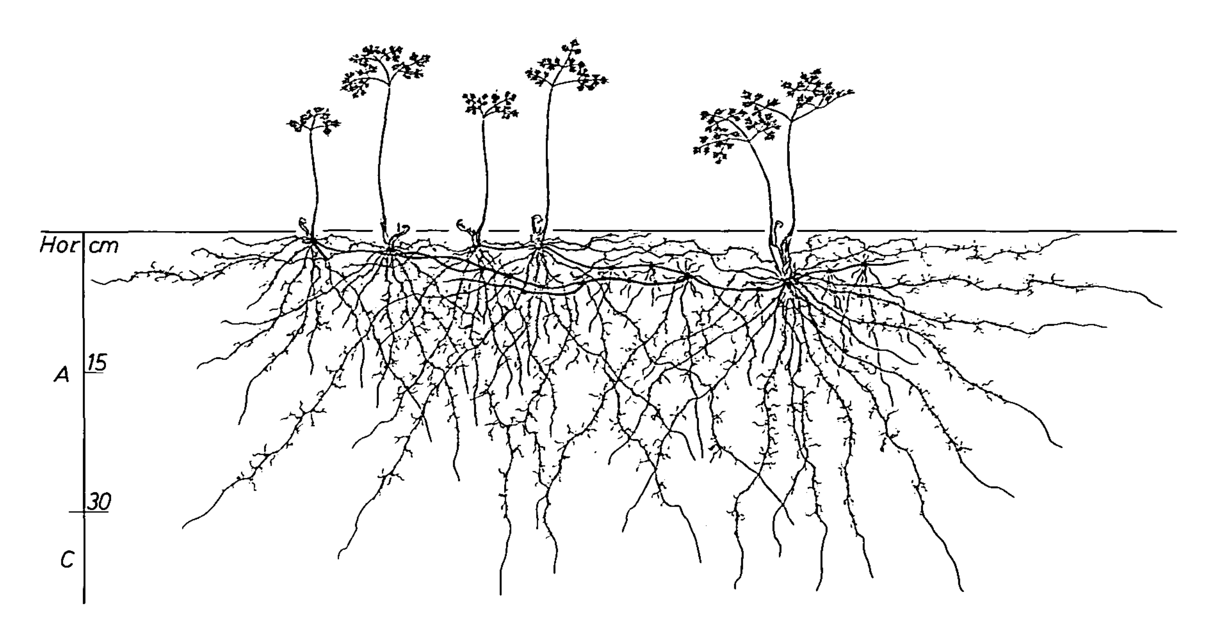


Abb. 287: *Aegopodium alpestre*, beschatteter Grabeneinhang, Ranker, Hor.: A stark humoser Lehm, durchsetzt mit Grus, C lehmiger Hangschutt und Grus.

5.2.5.1.2. Bewurzelung von Pflanzen in der Halbwüste

Der Raum von Almati ist infolge seiner Lage am Nordfuß des Zailijskij-Altau noch rel. feucht. Nach Norden, den Ili-Fluß aufwärts, nimmt die Trockenheit rasch zu. Ebenso rasch beginnt die Steppe und daran anschließend die Halbwüste. Diese wird im Norden vom Balkhash-See begrenzt. Im untersuchten Gebiet beträgt, nach Angaben der am nächsten gelegenen Wetterstation Borokhudsir, das Jännermittel -9,3° und das Julimittel 23,4°. Der Jahresniederschlag beträgt 148 mm. Davon fallen von Mai bis Oktober 76 mm (RACHKOVSKAYA, E., schriftlich). Das Trockengebiet fällt nach Norden leicht zu dem West-Ost verlaufenden Balkhash-See ab. Es wird von mehreren Flußläufen durchzogen, die die Gebirgszüge des Altau zum See hin entwässern. In den Niederungen, wie im Ili-Kessel, ist daher ein verstärkter Grundwassereinfluß gegeben. Er ermöglicht das Aufkommen einer Trockenbuschformation. Mit Ansteigen des Geländes geht der Grundwassereinfluß zurück. Die Vegetation wandelt sich in eine niedrige, sehr lückenhafte Strauchformation um. Die Luftfeuchtigkeit ist noch nicht so niedrig wie in der Gobi. Deshalb ist die Verkrustung der Böden infolge Salzausfällung nicht so stark. Der geringe Bestandesabfall der trockenen Vegetation wird wegen der hohen Sommertemperaturen weitgehend mineralisiert. Der humifizierte Teil wird teilweise verweht und teilweise durch die heftigen Regengüsse abgeschwemmt. Die Bildung von Humushorizonten im Boden bleibt daher aus. Die Wüsten-Rohböden sind bestenfalls in Senken teilweise von Humus-Chelaten überzogen. Die Feinverzweigung der Wurzeln ist daher durchwegs sehr gering. Der Trockenschutz der Wurzeln, der durch Verfärbung, durch Stoffeinlagerung und Verdickung der Rinde erreicht wird, ist groß. Große Wurzeltiefen werden infolge Zunahme des Salzgehaltes nach der Tiefe nirgends erreicht.

Haloxylon aphyllum (Abb. 288) wächst im Ili-Kessel auf salzigen Böden, in denen die Wurzeln die grundfeuchten Bodenschichten erreichen. Die Polwurzel ist im oberen Teil bauchig verdickt, stark verholzt und schwundrissig. Mit Beginn der feuchteren Schichten verjüngt sie sich unter Bildung kräftiger Seitenwurzeln rasch. In den grundfeuchten Schichten stirbt sie mit den tiefreichenden Seitenwurzeln wegen des hohen Salzgehaltes ab. Die Wurzeln sind schwarz und sehr wenig feinverzweigt. Die wenigen Faserwurzeln, die sich bilden, verlaufen unter der Borke.

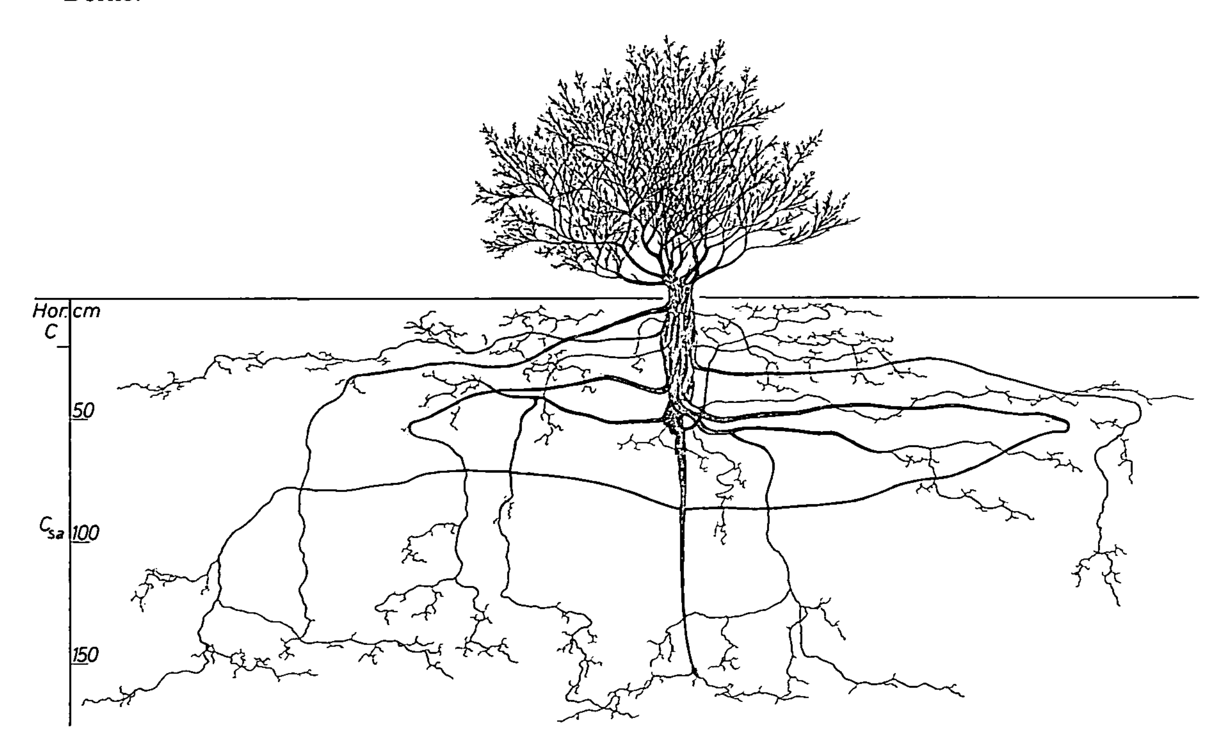


Abb. 288: *Haloxylon aphyllum,* auf salzhältigem, grundfeuchtem Sand, Halbwüste, Ili-Kessel. Hor.: C 0-20 cm schluffiger Feinsand, gelbbraun, lose, ab 6 cm Tiefe leicht gepreßt und horizontal geschichtet, wenig durchwurzelt, C_{sa} 20-34 cm schluffiger Feinsand, rötlichbraun, besser durchwurzelt, punktförmig verteilte Salzausblühungen (Sulfate), 34-56 cm schwach lehmiger schluffiger Feinsand, gelbbraun, feuchter, weniger durchwurzelt, leicht verdichtet, punktförmige bis fleckige Salzausblühungen, 56-82 cm schwach lehmiger schluffiger Feinsand, waagrecht geschichtet, Feuchte zunehmend, punktförmige und fleckige Salzausblühungen, nur mit dicken Wurzelsträngen durchwurzelt, ab 82 cm Tiefe schwach lehmiger feinsandiger Schluff, gelbbraun, wenige Salzausblühungen, grundfeucht, pH 8,4. Pflanzenbestand: 2-3 *Haloxylon aphyllum,* 2-3 *Salsola orientalis,* 2 *Nanophyton erinacea,* 1-3 *Phragmites orientalis,* + *Climacoptera lanata,* r *Artrophyton iliensis* u.a.

Artrophyton iliensis (Abb. 289) wächst ebenfalls auf grundfeuchten, salzigen Böden. Das Polwurzelsystem ist stockwerkartig in lange Seitenwurzeln verzweigt. Der oberste Teil der Polwurzel ist verdickt und verholzt. Die Rinde ist rissig. An den seitwärts verlaufenden Abschnitten der oberen Seitenwurzeln gehen aus Wurzelknospen Sproßtriebe hervor, die den oberen Bodenschichten zustreben. Nach Überwehung ist die Art offensichtlich imstande, sich auch vegetativ zu vermehren. Die vorwiegend abwärts wachsenden Wurzeln sind in dem salzigen Boden sehr wenig verzweigt. Die untersten, seitwärts verlaufenden Wurzeln enden über einer Gipskruste.

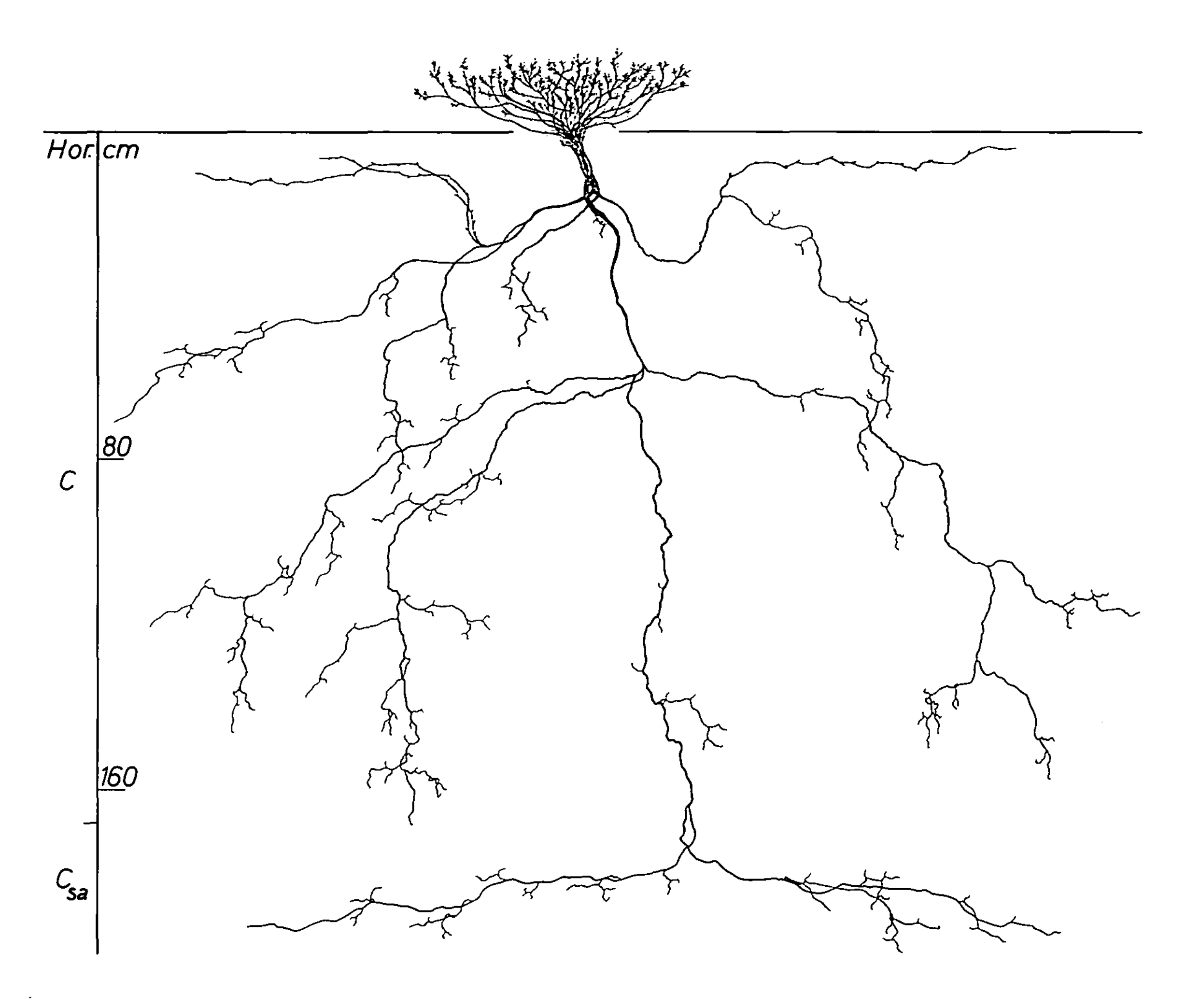


Abb. 289: *Artrophyton iliensis*, auf salzhältigem Sand, Halbwüste, Ili-Kessel. Hor.: C 0-15 cm aufgewehter, loser Sand, darunter unregelmäßig geschichteter Sand, leicht verpreßt, vereinzelt punktförmige Salzkonkretionen, C_{sa} schluffiger Feinsand, wegen Salzausfällung stärker verkrustet, noch nicht grundfeucht.

Nanophyton erinacea (Abb. 290) dringt auf salzhältigen Böden ebenfalls bis in tiefere, feuchtere Bodenschichten vor. Die Polwurzel, die im oberen Teil stärker verdickt und verholzt ist, ist bereits in einer Tiefe von ca. 20 cm abgestorben. Ein Teil der langen Seitenwurzeln breitet sich weit seitwärts aus. Drei wachsen nach unten, bis sie die feuchteren Bodenschichten erreichen. Die Verzweigung der schwarzen Wurzeln ist sehr gering.

Horaninovia ulicinea (Abb. 291) wächst in Verebnungen, die nach starken Regengüssen überflutet werden. Die Polwurzel ist sehr dünn und in lange, vorwiegend flach streichende Seitenwurzeln verzweigt. Die Feinverzweigung der Wurzeln ist sehr gering. In tieferen, salzreicheren Schichten sterben die Wurzeln ab.

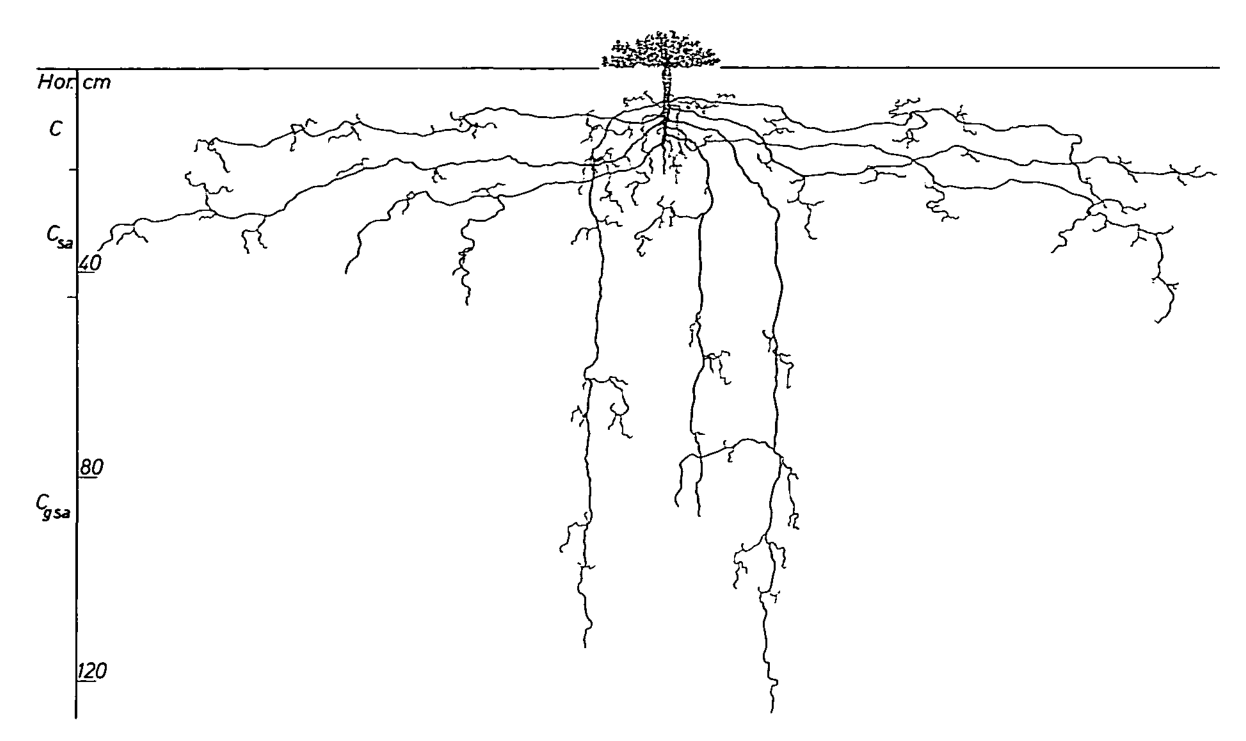


Abb. 290: *Nanophyton erinacea,* auf salzhältigem Sand, grundfeucht, Halbwüste, Ili-Kessel. Hor.: C schluffiger Feinsand, gelbbraun, lose, C_{sa} leicht verpreßter, unregelmäßig geschichteter schluffiger Sand, punktförmige Salzkonkretionen, C_{gsa} schwach lehmiger, schluffiger Sand, dicht, rostfleckig, ab 100 cm grundfeucht.

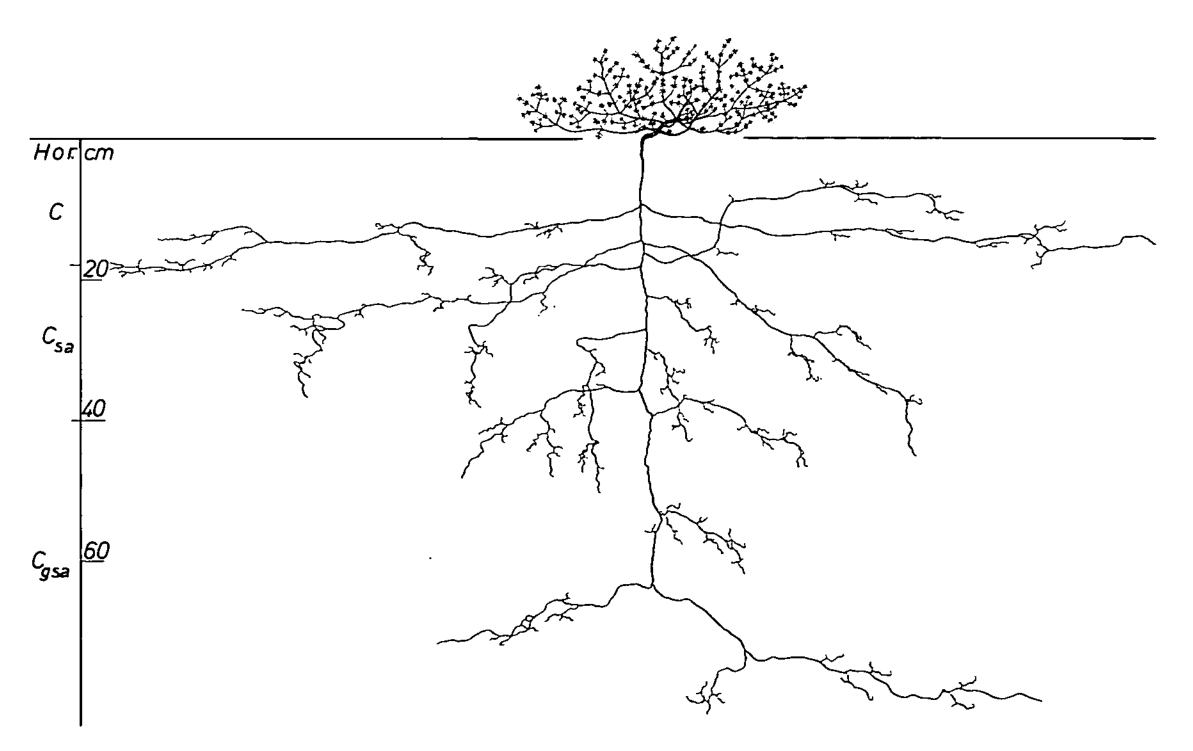


Abb. 291: *Horaninovia ulicinea,* auf salzhältigem Sand, Halbwüste, Ili-Kessel. Hor.: C schluffiger Sand, lose, C_{sa} schluffiger Sand, gelbbraun, leicht verpreßt, durchsetzt mit punktförmigen Salzkonkretionen, C_{gsa} schluffiger Sand, dicht, rostfleckig, Salzkonkretionen, ab 80 cm leicht grundfeucht.

Climacoptera lanata (Abb. 292) wächst auf trockenerem, weniger salzhältigem Sandboden. Der Hauptsproß ist abgestorben. Die langen Seitenäste liegen nieder. Die Polwurzel ist stark vorwüchsig. Die wenigen Seitenwurzeln verlaufen waagrecht. Die Pflanze bildet in dem schwach verkrusteten Sand ein sehr extensives Wurzelsystem.

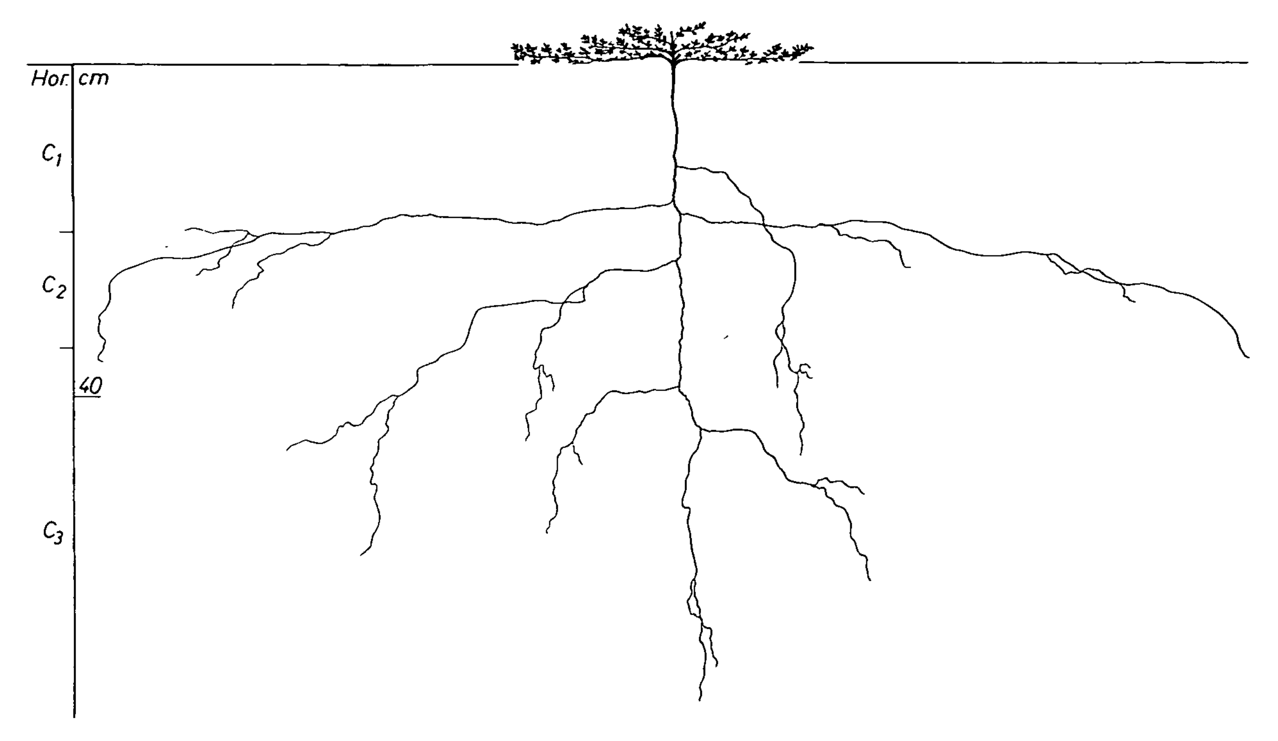


Abb. 292: *Climacoptera lanata*, auf trockenem, wenig versalzenem Sandboden, Halbwüste, Ili-Kessel. Hor.: C_1 loser Sand, C_2 leicht verpreßter Sand, C_3 stärker verpreßter, geschichteter Sand.

Auf der Hochterrasse, die den Ili-Kessel südostwärts begrenzt, erreichen die Wurzeln keine grundfeuchten Bodenschichten. Wenn die tieferen Bodenschichten nicht durch Salzausscheidungen verkrustet sind, können die Wurzeln tief eindringen.

Ephedra sp. (Abb. 293) wurde an einem Terrassenanschnitt auf steinig-sandigem Boden freigelegt. Die Art bildet eine kriechende Grundachse, die hinten abstirbt und vorne mit langen Kriechtrieben fortwächst. An ihren Knoten entstehen, oft in Büscheln gehäuft, aufwärts wachsende Sproßtriebe. Am Grunde des ältesten, stärksten, büschelförmig verzweigten Sproßtriebes kann eine Sproßwurzel wie eine Polwurzel erstarken und am tiefsten in den trockenen Boden eindringen. Die rotbraunen Wurzeln entspringen vorwiegend an den Basen der Sproßtriebe. Einzelne entstehen auch an den Knoten der kriechenden Grundachse. Die unterschiedlich starke Feinverzweigung kommt durch den verschieden hohen Feinsedimentanteil im Boden zustande.

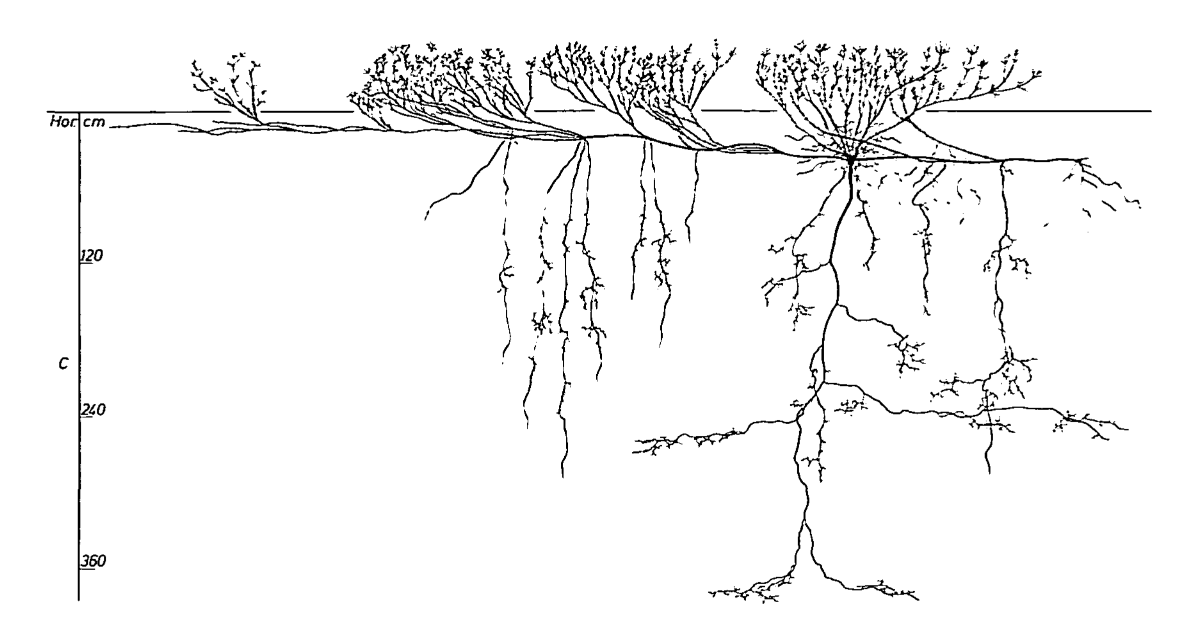


Abb. 293: *Ephedra* sp., steiniger Wüstenrohboden, Halbwüste, am Rande des Ili-Kessels. Hor.: C Gemisch aus Sand und Schotter, kompakt, aber nicht verkrustet, keine Salzausblühungen sichtbar, trocken.

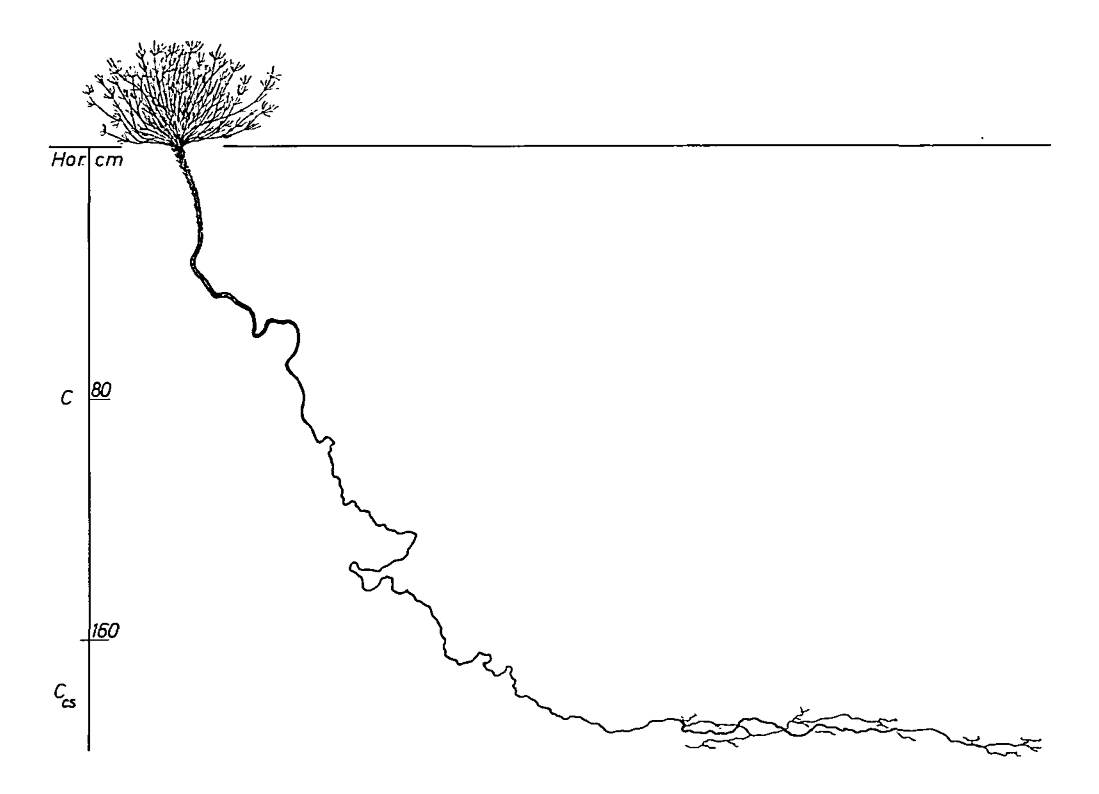


Abb. 294: *Ephedra* sp., steiniger Wüstenrohboden, Halbwüste, am Rande des Ili-Kessels. Hor.: C Sand und Schotter, dicht gelagert, keine Salzausblühungen, C_{ca} schluffiger Sand mit etwas Schotter, durch Salz etwas verkrustet.

Ephedra sp. (Abb. 294) wurde an einem tiefer liegenden Terrassenanschnitt freigelegt. Die Pflanze bildet keine Kriechtriebe. Die Polwurzel dringt als unverzweigter Strang in den kompakten Boden ein. In den tieferen, etwas feuchteren Schichten ist das Sediment durch Salz leicht verkrustet. Die Wurzel weicht daher seitwärts aus. Sie ist ebenfalls rotbraun.

5.2.5.2. Bewurzelung von Pflanzen in der Mongolei

Die Mongolei zählt zu den kontinentalsten Klimaräumen, wie folgende Gegenüberstellung zeigt. Im Raum von Klagenfurt beträgt der Unterschied zwischen Jänner- und Julimittel ca. 23°, im Raum von Almati ca. 30° und in der Mongolei ca. 35°. Das Julimittel ist in der Gobi bei ähnlicher geographischer Breite mit 20° um 3° niedriger als im Raum von Almati. Grund dafür ist die größere Seehöhe. Die Mongolei ist ein Hochland. Die Niederungen liegen durchwegs über 1000 m Seehöhe. Die Niederschläge sind sehr gering. Sie betragen im Raum von Ulan Bator ca. 230 mm. In der Gobi sinken sie rechnerisch unter 100 mm ab. In Wirklichkeit können dort jahrelange Trockenperioden mit rel. feuchten Jahren abwechseln. Dementsprechend stark wechselt auch das Vegetationsbild. Die Verteilung der Niederschläge paßt sich ideal der warmen Zeit an. Die günstige Niederschlagsverteilung ermöglicht zusammen mit den gemäßigten Sommertemperaturen in der Mongolei, mit Ausnahme der südlichen Teile, trotz des geringen Niederschlages noch so viel Pflanzenwuchs, daß eine Nomadenwirtschaft betrieben werden kann. Die Pflanzenzeichnungen wurden in stark vereinfachter und verkleinerter Form bereits in der russischen Arbeit BAITULIN et al. (1993) veröffentlicht.

5.2.5.2.1. Bewurzelung von Pflanzen in der Waldsteppe

Im Raum von Ulan Bator, das 1220 m hoch und in der Mitte des Landes liegt, beträgt nach RUDLOFF (1981) das Jännermittel -26° und das Julimittel 16°. Die Vegetationszeit ist kaum länger als 4 Monate. Die rel. niedrigen Sommertemperaturen ermöglichen bei einem Niederschlag von ca. 230 mm auf weniger stark besonnten Hängen und in feuchteren Mulden noch den Wuchs von niedrigen Waldbeständen aus Sibirischer Lärche *Larix sibirica.* Auf den wärmeren, trockeneren Hängen wächst nur noch eine niedrige Grassteppe. Die Vegetation, die stark von der Nomadenwirtschaft geprägt ist, entspricht am ehesten einer Waldsteppe. Die Mineralisierung der organischen Substanz ist infolge des lange andauernden Bodenfrostes stark gehemmt. Es können daher noch tiefe Humushorizonte entstehen. Die mächtigen Feinsedimentdecken an den Mittel- und Unterhängen, die viel äolisches Material enthalten, weisen bis ca. 1 m mächtige Humushorizonte auf. Die trockeneren Böden haben eine Ähnlichkeit mit den mitteleuropäischen Gebirgsschwarzerden.



Abb. 295: Tiefgründig humose Böden über Feinsedimentdecken mit Steppenrasen, Raum Ulan Bator.
Links: Unterhang, kolluvial angereichertes Feinsediment, tiefreichendes, wenig verzweigtes Polwurzelsystem von *Medicago ruthenica*. Hor.: A_1 0-30 cm humoser, sandiger Lehm, krümelig, dunkelbraun, stark durchwurzelt, A_2 - 75 cm humoser, sandiger Lehm, leicht blockig, braun, gering durchwurzelt, AC - 90 cm sandiger Lehm, unregelmäßig humos, schwach durchwurzelt, C schluffiger Lehm, gelbbraun, etwas feuchter.
Rechts: Mittelhang, äolische Feinsedimentdecke, tiefreichendes Polwurzelsystem von *Termopsis* sp. Hor.: A_1 0-15 cm stark humoser, sandiger Lehm, krümelig, schwarzbraun, stark durchwurzelt, A_2 -50 cm sandiger Lehm, blockig, schwundrissig, mäßig stark durchwurzelt, A_3 - 70 cm schwach humoser, sandiger Lehm, dicht, wenig durchwurzelt. C sandiger Lehm, kompakt, trocken. Fotos: Lichtenegger

5.2.5.2.2. Bewurzelung von Pflanzen in der Grassteppe

Von Ulan Bator nach Süden geht die Waldsteppe nach ca. 100 km in eine niedrige, lückige Grassteppe über. Ihre kastanienbraunen Böden enthalten in den oberen Schichten noch Humus. Es kommt aber nicht mehr zur Bildung eines Humushorizontes, der sich deutlich vom Mineralboden abhebt. Die Bodendeckung durch die Vegetation und vor allem die intensive Durchwurzelung reichen noch aus, um ein starkes Ausblasen und Abschwemmen der Feinerde zu verhindern. Die Böden sind daher bis zur Oberfläche ziemlich gleichmäßig feinerdehältig. Die Sproßbasen der krautigen Monocotylen sind auffallend dicht mit vertrockneten Blattscheiden umgeben. Die Blattscheidenpolster wirken nicht nur als Verdunstungsschutz, sondern auch wie ein Schwamm, der den Niederschlag als Regen und Tau aufnimmt und speichert.



Abb. 296: *Iris bungei* mit dichtem Blattscheidenpolster, stark bewurzelt.

Achnatherum splendens (Abb. 297) tritt in den Senken des Steppenhochlandes bestandbildend auf. Die von weitem sichtbaren, horstigen, hochwüchsigen Grasbestände sind ein sicheres Zeichen dafür, daß erreichbares Grundwasser vorhanden ist. Daher sind diese Flächen bevorzugte Niederlassungen für Nomaden. Die Grasbestände beherbergen den Zwischenwirt eines Schädlings, der für Rinder tödlich sein kann. Sie werden daher von den heimischen Rinderrassen gemieden. Die Internodien am Grunde der Sproßtriebe sind verdickt. Die grünen Blätter stecken ebenfalls in einem Polster alter Blattreste. Dieses ist auf dem feuchteren Standort nicht so stark ausgeprägt. Die bogig abwärts wachsenden Wurzeln bilden einen breit kegelförmigen Wurzelkörper. Die am tiefsten eindringenden Wurzelstränge erreichen mit ihren unverzweigten Enden die grundfeuchten Schichten.

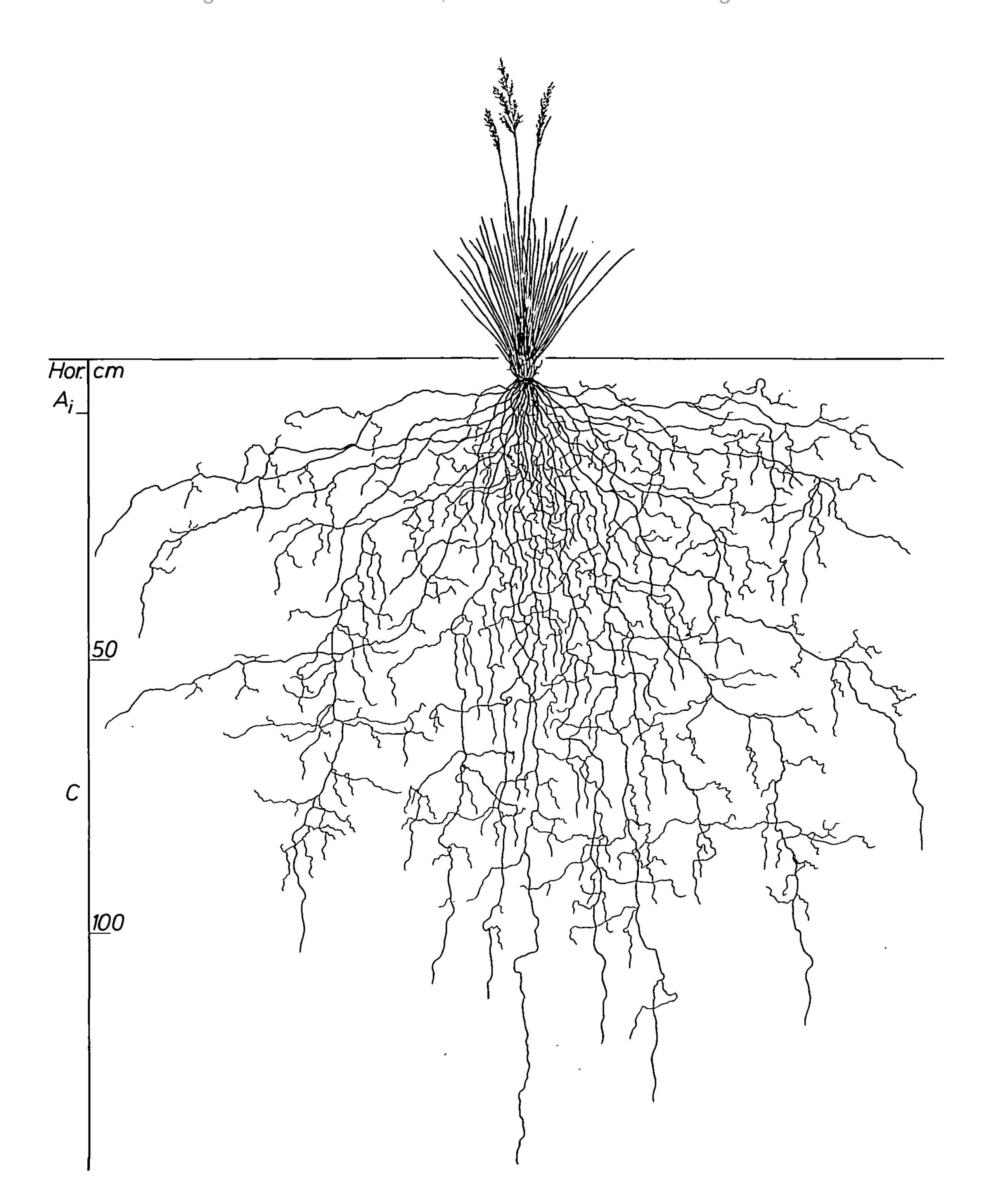


Abb. 297: *Achnatherum (Lasiagrostis) splendens,* am Rande einer grundfeuchten Erosionsrinne, 1750 m, kastanienbrauner Boden mit initialem A-Hor. Hor.: A_i 0-9 cm lehmiger Sand, unregelmäßig schwach humos, braun, C steiniger lehmiger Sand, braun, ab 100 cm Tiefe merklich grundfeucht. Bodentemperatur am 4.8., 15.30 Uhr (1. Zahl Bodentiefe cm, 2. Zahl °C) 0,5/34,8, 10/30,3, 20/25,4, 30/24,2, 50/23,2, 100/20,2.

Iris bungei (Abb. 298) wächst zerstreut auf kastanienbraunen Steppenböden, die im Wurzelraum durchwegs trocken sind. Ihre Hauptwurzelmasse beschränkt sich auf die mitteltiefen Bodenschichten, die weniger stark austrocknen. Die Blattbasen sind mit einer dichten Tunika aus alten Blattscheiden umhüllt. Die Wurzeln sind hell- bis dunkelbraun, drahtig und mäßig dicht verzweigt.

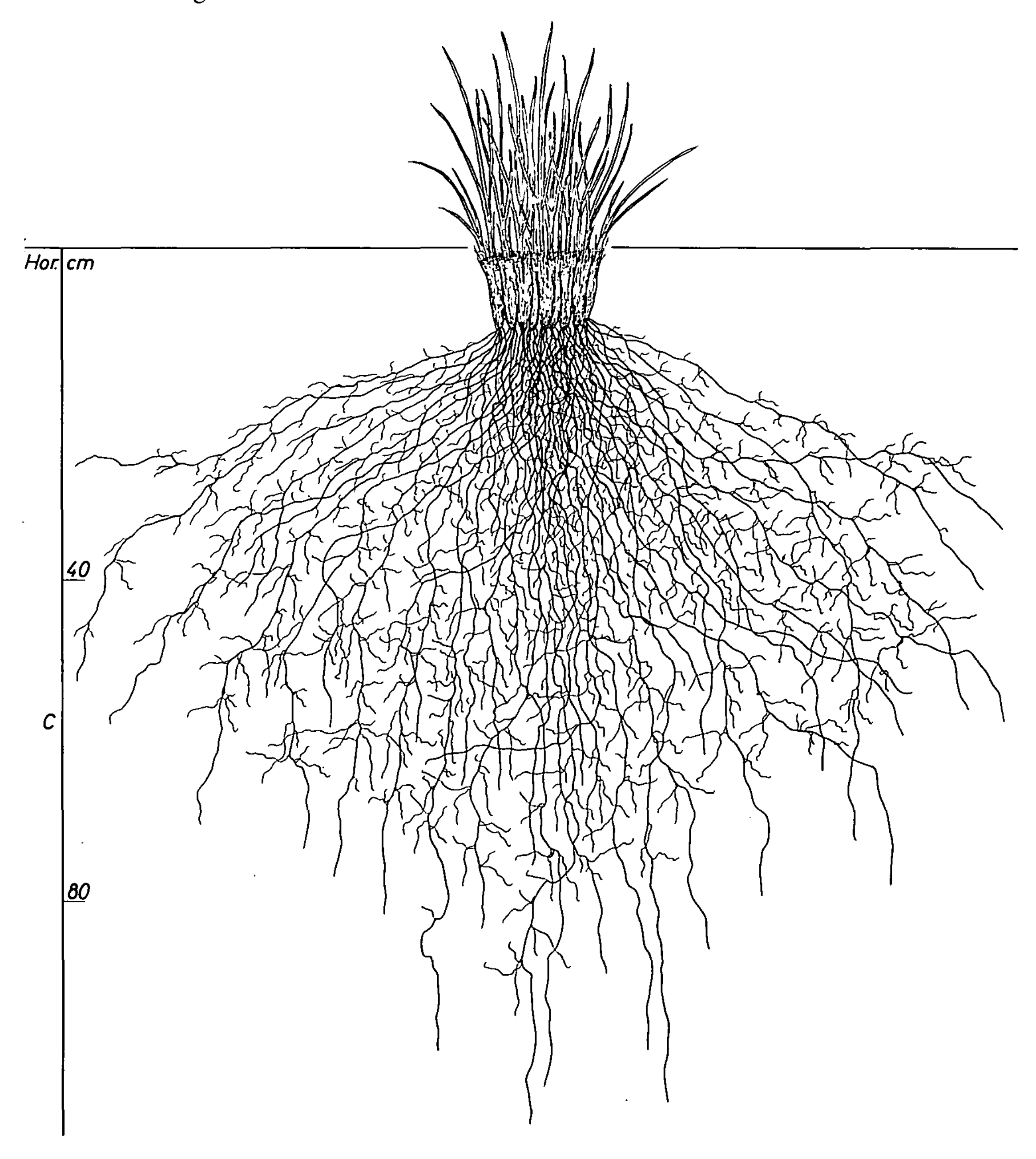


Abb. 298: *Iris bungei*, Terrasse über Erosionsrinne, 1760 m, auf kastanienbraunem Boden ohne Grundwassereinfluß, Hor.: C steiniger, schluffiger Sand, nicht verkrustet.

Allium polyrrhizum (Abb. 299) ist ein Hauptbestandteil der Kurzgrassteppe. In Jahren mit geringen Frühjahrsniederschlägen tritt die Art als beherrschender Bestandesbildner hervor. In Jahren mit reichlichen Frühjahrsniederschlägen wird sie von den Steppengräsern zurückgedrängt. Im jungen Zustand ist die Art eine der wichtigsten Weidepflanzen. In den durchwegs schneearmen Wintern wird sie im vertrockneten Zustand, in dem sie nicht mehr bitter schmeckt, abgeweidet. Sie wird auch gemäht und getrocknet verfüttert. Das Polster aus alten Blattresten am Grunde der Blätter ist besonders dicht. Die Wurzeln werden rasch erneuert. Sie sind weiß bis gelblichweiß, sehr wenig verzweigt und flach im Boden ausgebreitet.

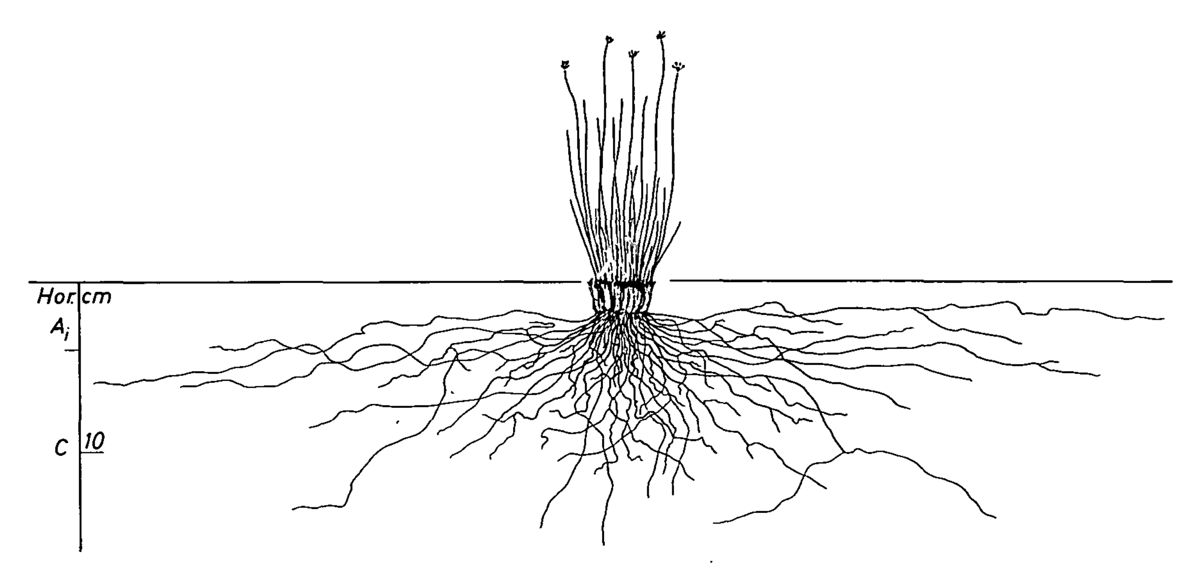


Abb. 299: *Allium polyrrhizum*, lückige Kurzgrassteppe, 1750 m, auf kastanienbraunem Boden mit initialem Humushorizont. Hor.: A_i 0-4 cm schluffiger Sand, schwach und unregelmäßig humos, steinig, braun, C schluffiger Sand, steinig, braun.

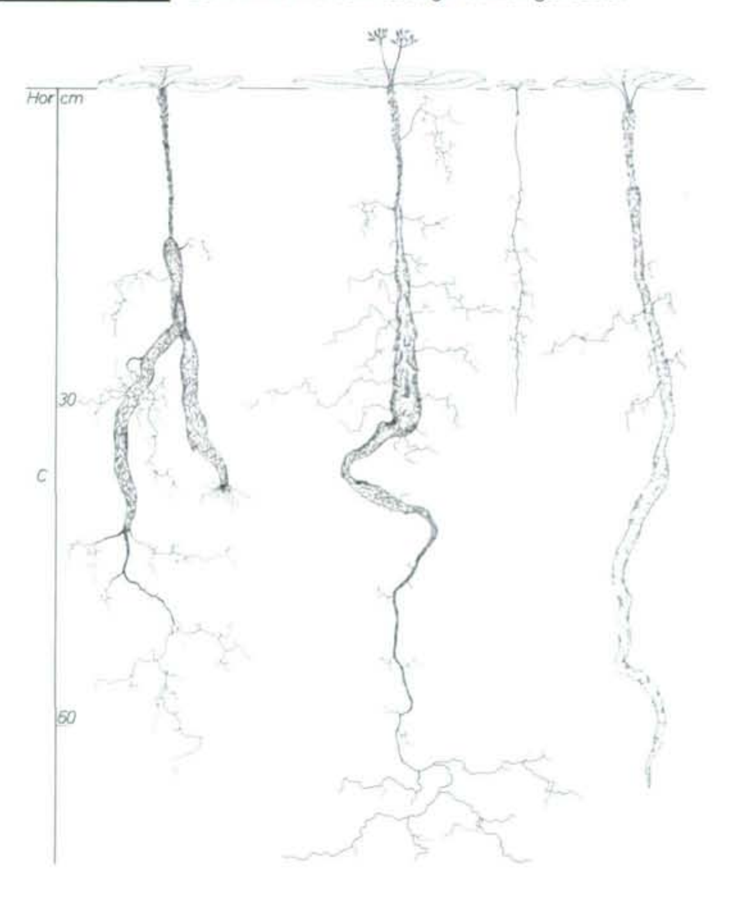
Stipa glareosa (Abb. 300) ist das niedrigste Steppengras. Seine Blattbasen sind von einer dichten, harten Tunika aus alten Blattscheiden umhüllt. Auf den trockenen Standorten kann es noch einen lückigen Rasen mit einer Bestandesdeckung von max. 30% bilden. Mit Rücksicht auf die dichte Durchwurzelung der oberen Bodenschichten sind diese Bestände noch ein wirksamer Schutz gegen den Feinerdeaustrag. Auf schattigen Hängen und in Mulden wird die Art von der höher und dichter wachsenden *Stipa krylovii* verdrängt.

Rheum nanum (Abb. 301) tritt in der Steppe auf steinigen, sehr wasserdurchlässigen Böden auf. Die Grundachse, die im älteren Zustand dicht mit Blattschuppen besetzt ist, wird durch den Wurzelzug abwärts verlagert und dadurch verlängert. Auf diese Weise verlagert sich auch der Wurzelhals in tiefere Bodenschichten. Die Polwurzel schwillt zu einem dick-fleischigen Strang an, der größere Wassermengen speichern kann. Die Feinverzweigung ist in dem trockenen Boden gering. Die dünnen Faserwurzeln sind dicht an die Borke der dicken Wurzeln angepreßt. *Rheum maximoviczii* wächst in Tadschikistan im Pamiro-Alai in größeren Höhen mit seiner verdickten Polwurzel und deren Seitenwurzeln schon ab 20-25 cm Tiefe seitwärts. Die Seitenwurzeln sind wegen der geringeren Wärme und Trockenheit weniger an die Mutterwurzel angepreßt (KHURSHED et al., 1996)



Abb. 300: *Stipa glareosa*, niedriger, lückiger Steppenrasen auf kastanienbraunem Boden. Die Polster aus abgestorbenen Blattscheiden schützen die jungen Triebe vor Kälte und Trockenheit. Foto: Lichtenegger

Abb. 301(unten): *Rheum nanum*, Schotterterrasse über einer Erosionsrinne, 1740 m, auf kastanienbraunem Boden. Hor.: C sehr steiniger schluffiger Sand.



Euphorbia mongolica (Abb. 302) wächst vozugsweise am Rande periodisch wasserführender Erosionsrinnen (Seiren). Im Vergleich zu dem kleinen Sproß entwickelt sie ein mächtiges Polwurzelsystem. Aus der stark gestauchten Grundachse gehen jährlich die Blatt- und Blütentriebe hervor. Die Polwurzel ist im oberen Teil als mächtiges Speicherorgan ausgebildet. Die tiefer eindringenden Wurzeln erreichen die grundfeuchten Schichten.

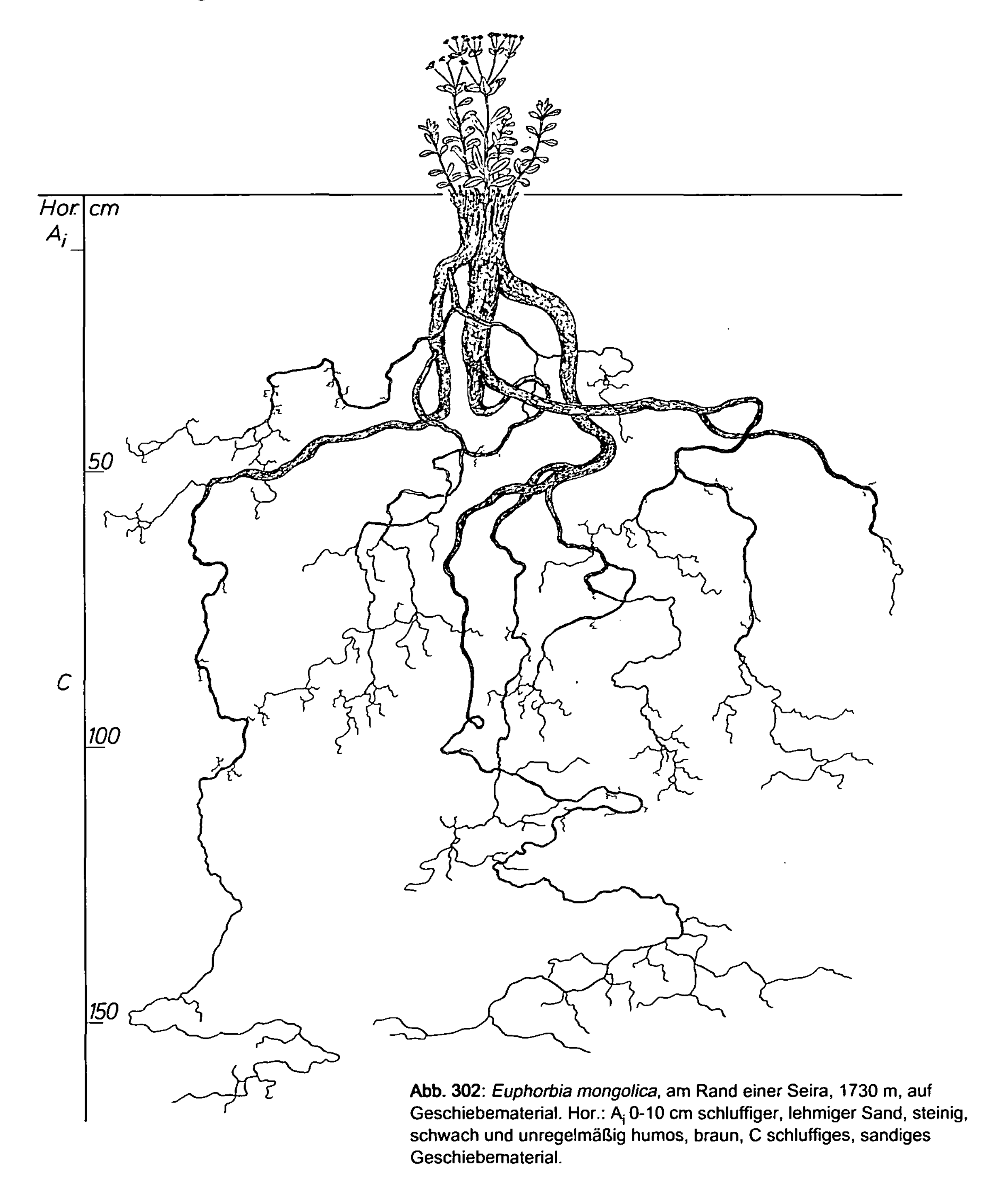


Abb. 302: *Euphorbia mongolica*, am Rand einer Seira, 1730 m, auf Geschiebematerial. Hor.: A_i 0-10 cm schluffiger, lehmiger Sand, steinig, schwach und unregelmäßig humos, braun, C schluffiges, sandiges Geschiebematerial.

5.2.5.2.3. Bewurzelung von Pflanzen in der Wüste (Gobi)

In der Gobi beträgt das Jännermittel ca. -15°, das Julimittel ca. 20° und das Jahresmittel ca. 2°. Die Niederschläge sinken unter 100 mm ab. Oft gibt es jahrelang keinen Regen. Die geringe Bodendeckung durch die spärliche Vegetation bewirkt einen starken Feinerdeaustrag aus den obersten Bodenschichten. Es entsteht dadurch an der Oberfläche ein „Steinpanzer", der vornehmlich aus Grus besteht. Darunter bildet die abgeschwemmte Feinerde eine Kruste. Unterhalb dieser kann eine zweite, weniger verhärtete Kruste entstehen. Im Bett der oft sehr breiten Erosionsrinen (Seiren) können im Laufe der Aufsedimentierung mehrere Krusten stockwerkartig übereinander entstehen. Die Verkrustung ist jeweils die Folge verstärkter Salzausblühung im Zuge der Verdunstung. Die Krustenbildung in dem jungen Sediment ist aber noch nicht so stark, daß sie ein Eindringen der Wurzeln verhindert. Auf alten Ablagerungen außerhalb der Erosionsrinnen ist die Verkrustung der Böden ein großes Hindernis für die eindringenden Wurzeln.



Abb. 303: **Links:** Stockwerkartige Krustenbildung im Bett einer Erosionsrinne. ***Artemisia xanthochloa*** durchstößt die Krusten mit der mächtigen Polwurzel und dringt mit den abwärts wachsenden Wurzeln durch den lockeren Feinschutt bis zu den grundfeuchten Bodenschichten vor. **Rechts:** Auf alten Ablagerungen dringen die Wurzeln von ***Caragana leucophloea*** nur sehr schwer in den stark verhärteten Boden ein. Die Wurzeln sind durch Melanineinlagerung, die den Trockenschutz erhöht, schwarz gefärbt. Fotos: Lichtenegger

Nitraria sibirica wächst auf mächtigeren Schutt-Terrassen oberhalb der Seiren, auf denen die Wurzeln nicht mehr zu den grundfeuchten Schichten vordringen können. Das Sediment ist dicht gelagert und verkrustet. Trotzdem kann es die kräftige, stark verholzte Polwurzel durchwachsen (Abb. 304). In den tieferen Schichten können sich die Wurzeln stärker feinverzweigen. Die niederliegenden Sproßtriebe können nach Überwehung Tochterpflanzen bilden. Die Einwehung von Sand fördert die vegetative Vermehrung der Pflanzen. Die stets aus dem Sand herauswachsenden Triebe, in denen sich der Sand wieder ablagert, können einem Sproßteppich bilden, der meterhohe Sandhügel bedeckt. In diesem Sandkegel herrscht die sproßbürtige Bewurzelung vor. Die Sproßwurzeln können zu meterlangen Wurzelsträngen heranwachsen und so den ganzen Sandkegel durchziehen (Abb. 305).

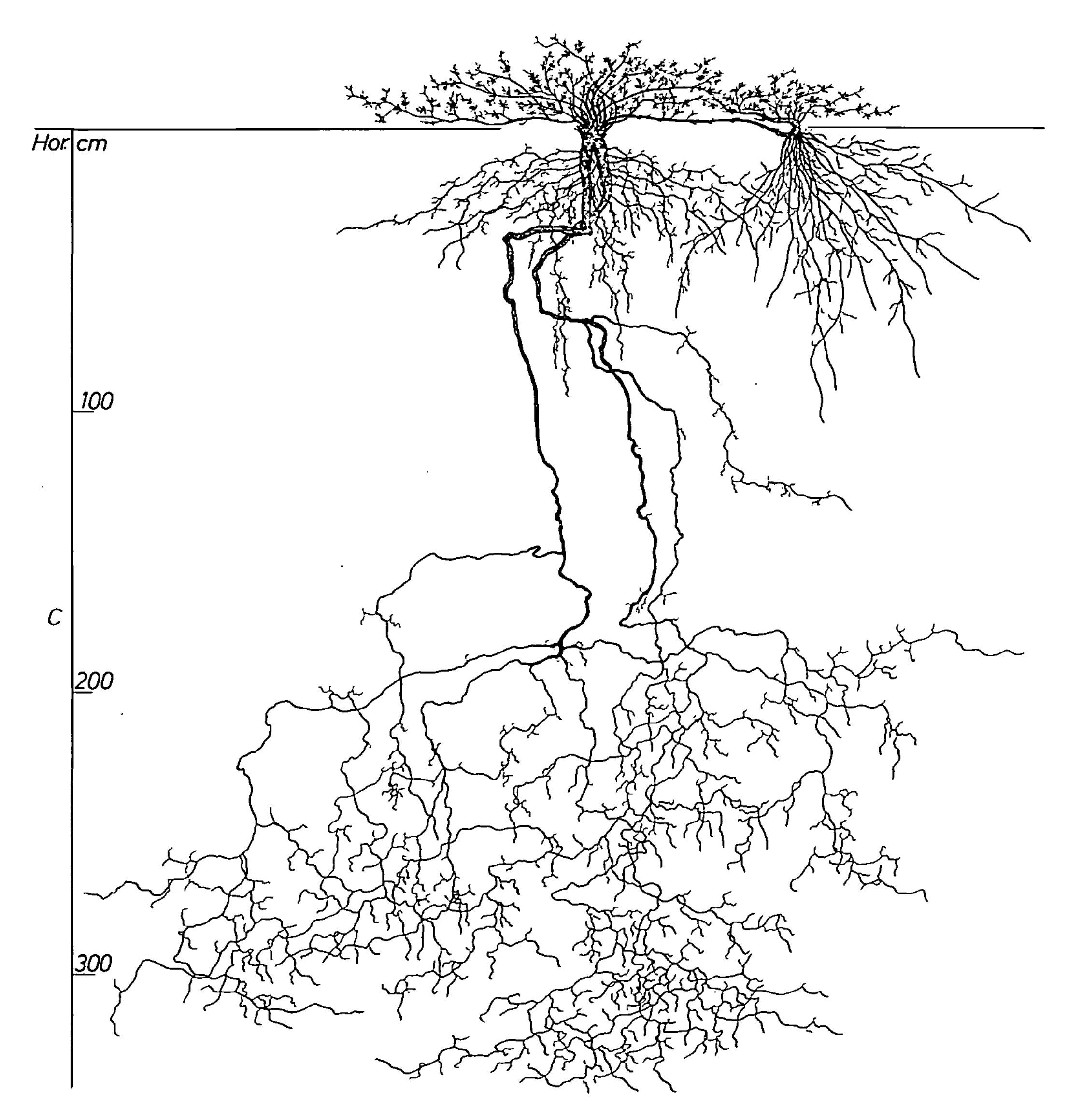


Abb. 304: *Nitraria sibirica*, Polwurzel-Sproßwurzelpflanze, Schutt-Terrasse über breiter Erosionsrinne, Gobi, 1650 m. Rohboden, Hor.: C sandiger Schutt und Grus, ab 180 cm Tiefe etwas feinsedimentreicher. Ein niederliegender Sproßtrieb hat einen Ableger gebildet.





Abb. 305: *Nitraria sibirica*, Gobi.
Links: Die dicken, stark verholzten Stränge der Polwurzel durchwachsen das stark verfestigte, teils geschichtete Sediment. Ein niederliegender Sproß hat einen Ableger gebildet, der bereits bewurzelt ist.
Rechts: Sandhügel mit *Nitraria sibirica* überwachsen. Am Fuß des Hügels *Haloxylon ammodendron*.
Fotos: Lichtenegger

Salsola laricifolia (Abb. 306) besiedelt die trockensten Steinböden in windexponierter Lage. Die dicke, stark verholzte Polwurzel verzweigt sich sehr bald in kräftige Seitenwurzeln, die sich weit seitwärts ausbreiten. Die Faserwurzeln treten unter den Steinen gehäuft auf, wo es mehr Feinsediment gibt und wo sich der Wassergehalt der Luft niederschlägt. Am 27.8. wurden um 15 Uhr folgende Bodentemperaturen gemessen: an der Oberfläche unter den Steinen 35,2°, 10 cm tief 31,9° und 40 cm tief 24,7°.

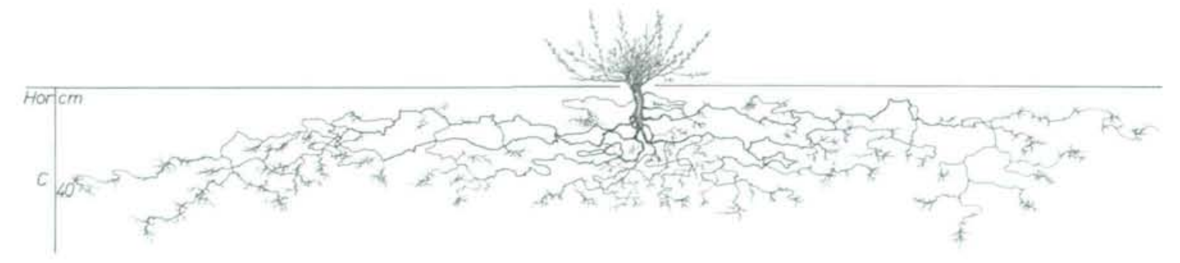


Abb. 306: *Salsola laricifolia*, Steinwüste, Hangkuppe, Gobi, 1600 m. C Gesteinsschutt, nestweise Feinsediment.

Salsola passerina (Abb. 307) wächst vereinzelt auf ebenfalls trockenen, aber im Vergleich zu dem Wuchsort von *S. laricifolia* feinsedimentreicheren und daher tiefgründiger durchwurzelbaren graubraunen Wüstenböden. Die Polwurzel ist im oberen Teil stark verdickt und verholzt. Bei jüngeren Pflanzen erreicht die Polwurzel mit den dickeren Seitenwurzeln Bodenschichten, die eine Spur feuchter sind. In den oberen, sehr trockenen Bodenschichten verkümmern die Seitenwurzeln (Abb. 307, oben rechts). Bei alten Pflanzen ist von der Polwurzel oft nur ein

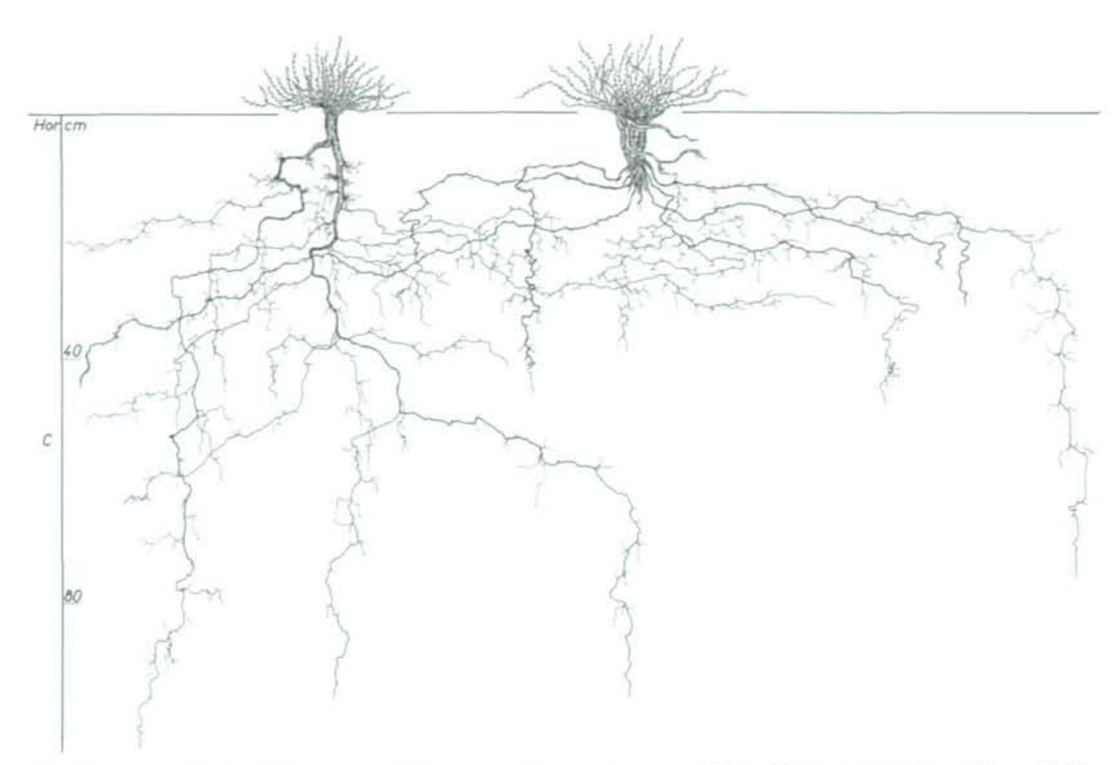


Abb. 307: *Salsola passerina*, auf graubraunem, feinsedimentreicherem Wüsten-Rohboden mit Grusauflage, Gobi, 1590 m. Hor.: C unter der Grusauflage bis 3 cm Feinsedimentkruste, Farbe 10YR 5/4, - 20 cm schotterreicher lehmiger Sand, Spuren von Humuseintrag, - 40 cm sandiger Schotter, -45 cm stark verkrusteter lehmiger Sand mit Schotter, Kalkkonkretionen, darunter lehmiger Sand, schwach steinig, dicht, ab 80 cm etwas feuchter.

verdickter, stark verholzter, manchmal durch Vertrocknung zerfetzter Strunk mit wenigen Seitenwurzeln übrig geblieben (Abb. 308). Von den Sproßwurzeln, die sich an der stark verkürzten Grundachse gebildet haben, sind ebenfalls die meisten abgestorben. Die Pflanze kann ein sehr hohes Alter erreichen.



Abb. 308: *Salsola passerina*, alter, stark verholzter Wurzelstock. Wuchsort wie bei Abb. 307. Foto: Lichtenegger

Sympegma regelii (Abb. 309) wächst auf Schuttkegeln am Unterhang von Felskämmen. In den nicht verkitteten, jungen Schuttboden dringen die Wurzeln tief ein. Am Fuß des Schuttkegels können sie in der Nähe von Erosionsrinnen grundfeuchte Schichten erreichen. Der obere verdickte Teil der Polwurzel ist stark verholzt und schwundrissig. In den grundfeuchten Schichten breiten sich die Wurzeln seitwärts aus.

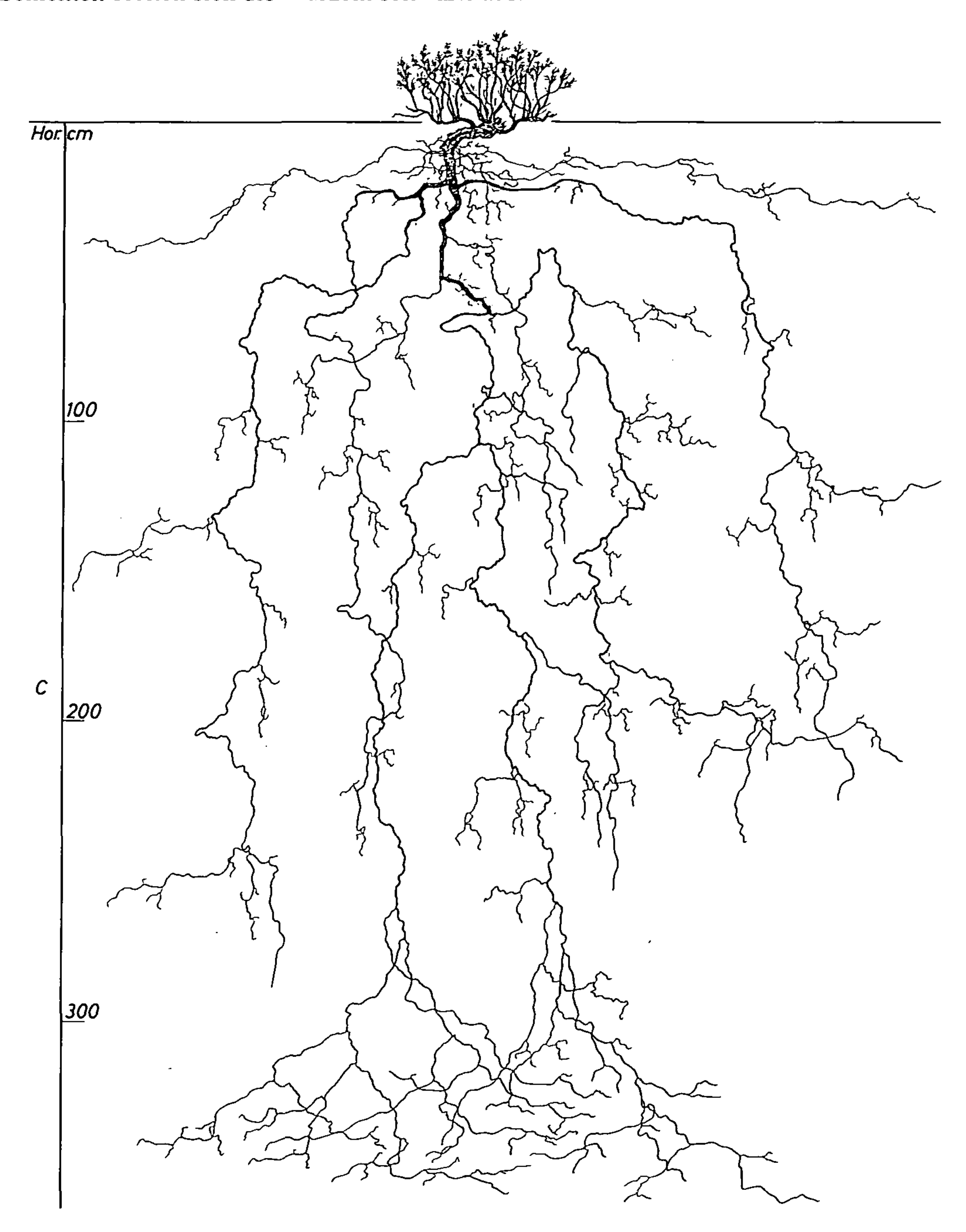


Abb. 309: *Sympegma regelii*, am Fuß eines Schuttkegels, Gobi, 1350 m, Rohboden. Hor.: C schluffiger Sand zwischen Grus und Schutt, ab 270 cm grundfeucht.

Zygophyllum xanthoxylon (Abb. 310) wächst ebenfalls auf Schuttkegeln mit rel.leicht durchwurzelbarem Material. Auf breiten, flach geneigten Schuttfächern zwischen Felsketten bildet die Art ausgedehnte Buschformationen, die von Ziegen intensiv beweidet werden. Der größere Massenwuchs rührt daher, daß die Wurzeln noch grundfeuchtere Schichten erreichen können. Die Polwurzel gliedert sich in annähernd gleich dicke Wurzelstränge auf, die vorwiegend abwärts wachsen und große Tiefen erreichen können. Ihre Feinverzweigung ist sehr gering. Am Grunde der verholzten Sproßtriebe entstehen sproßbürtige Wurzeln, die erstarken können und sich ebenfalls nach unten wenden.

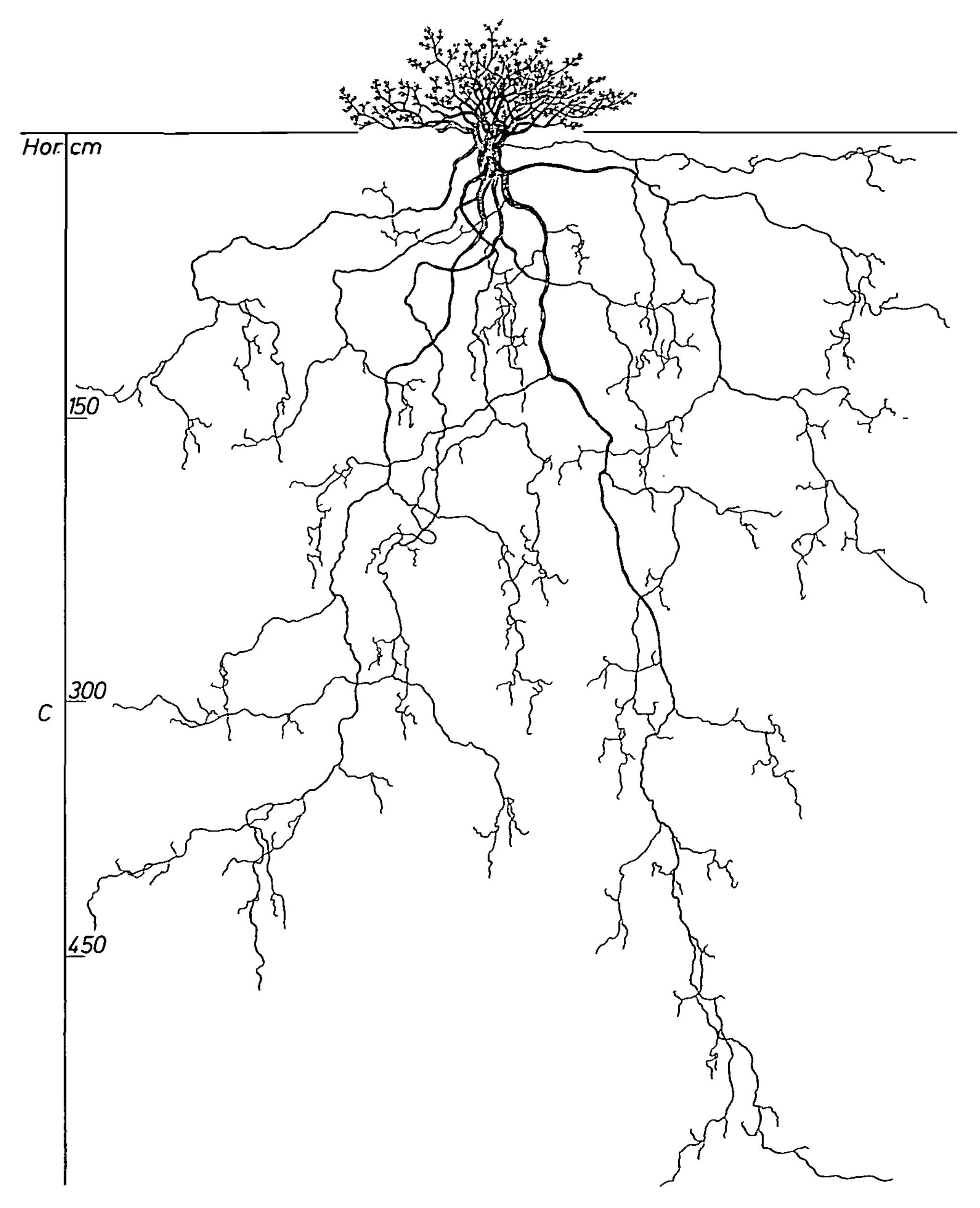


Abb. 310: *Zygophyllum xanthoxylon,* Buschformation, Schuttfächer, Gobi, 1310 m. Rohboden, Hor.: C durchwegs grusiger Schutt mit lehmigem Sand, ab 450 cm etwas grundfeucht.

Convolvulus tragacanthoides (Abb. 311, 313) besiedelt gefestigten Schutt. Die Wurzeln können keine grundfeuchten Schichten erreichen. Die Polwurzel ist im oberen Teil stark verdickt, verholzt und rissig. Die oberen Seitenwurzeln verlaufen in den oberen, etwas feinsedimentreicheren Schichten. Der dünnere Polwurzelstrang zwängt sich mit wenigen Seitenwurzeln durch den kompakten Schutt. Endwärts verzweigt er sich in mehrere Seitenwurzeln, die im feinsedimentreicheren Schutt seitwärts verlaufen. In den mitteltiefen Bodenschichten, in die nur selten Sickerwasser eindringt, bleiben die Seitenwurzeln an der Polwurzel stummelartig verkürzt. Die dickeren Wurzeln sind grau, die dünneren gelbbraun.

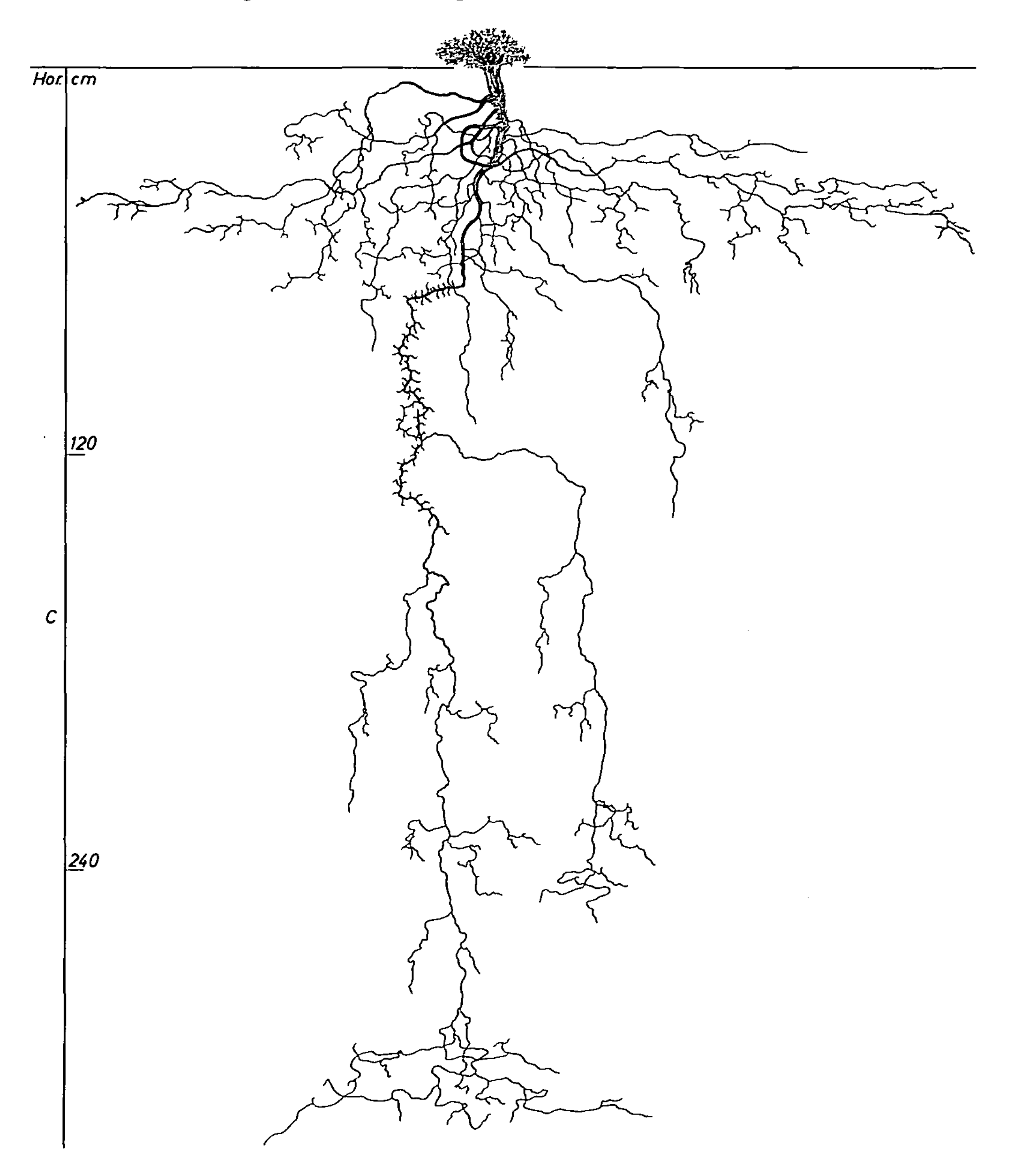


Abb. 311: *Convolvulus tragacanthoides*, auf gefestigtem Schutt ohne erreichbare Grundfeuchte, am Rande der Gobi, 1410 m, Rohboden. Hor.: C Schutt und Grus, bis ca. 60 cm und ab ca. 290 cm feinsedimentreicher.

Olgaea leucophylla (Abb. 312, 313) kommt sehr vereinzelt in Felsspalten vor, die nicht mit Humus oder Feinsediment aufgefüllt sind. In diesen muß sie sich mit dem gelegentlich einsickernden Wasser und mit dem Wasserdampf der Luft, der sich in den kühleren Felsspalten niederschlägt, begnügen. Der Niederschlag kann als Haftwasser längere Zeit gespeichert werden. Die Pflanze bildet eine Rübe, die stark beschuppt ist, und wenige dicke Wurzelstränge. Die Blattbasen sind dicht haarig bepelzt.

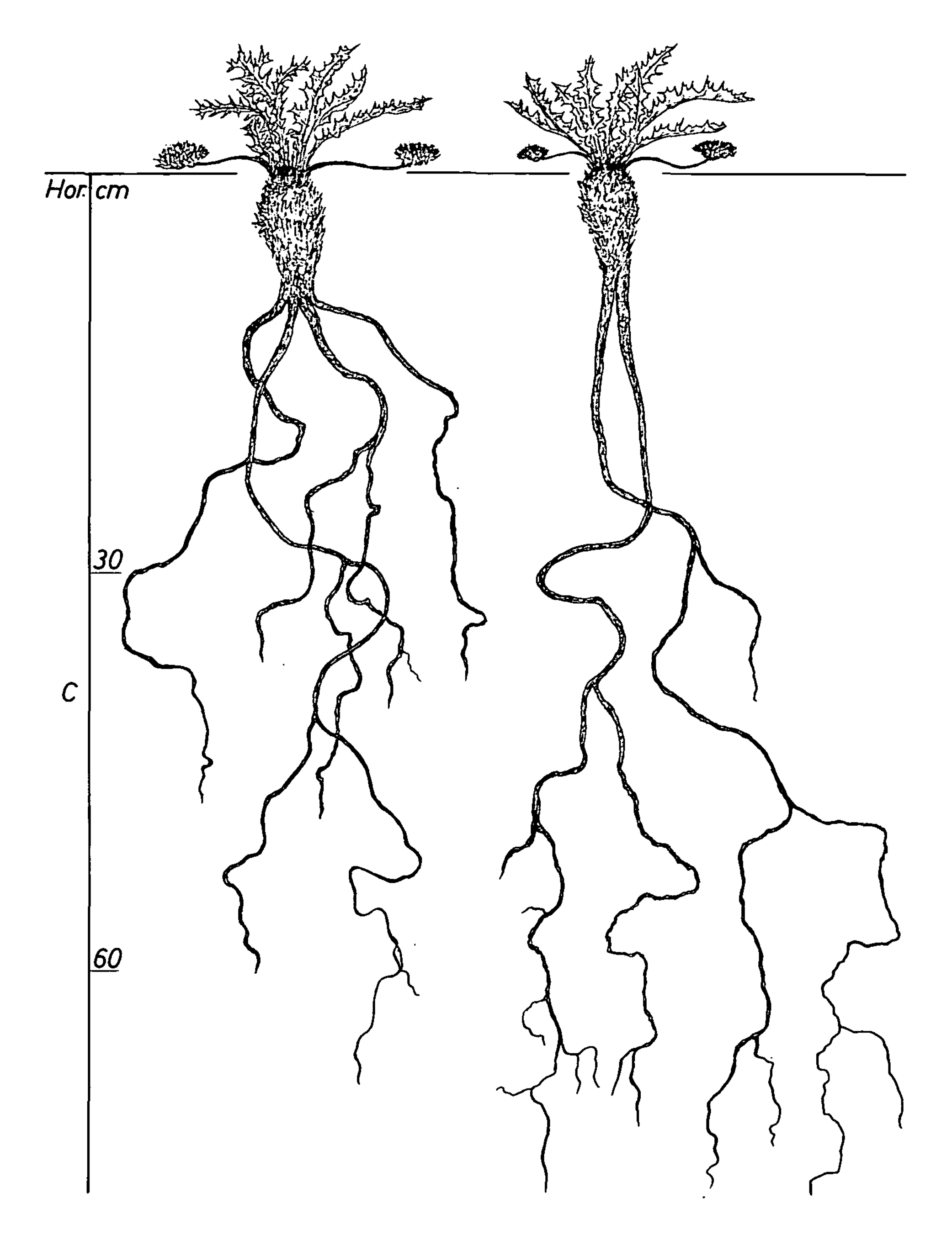


Abb. 312: *Olgaea leucophylla*, in engen Spalten schwarzbrauner Silikatfelsen, Gobi, 1410 m.



Abb. 313: Links: *Convolvulus tragacanthoides*, auf trockenem Schutt ohne erreichbare Grundfeuchte.
Rechts: *Olgaea leucophylla*, in Felsspalten. Fotos: Lichtenegger

Ammopiptanthus mongolicus (Abb. 314, 316) bildet auf niedrigen Schuttbänken zwischen zeitweise wasserführenden Erosionsrinnen eine Buschformation. Der kräftige Wuchs der Art weist darauf hin, daß die tiefreichenden Wurzeln grundfeuchte Schichten erreichen. Die Polwurzel ist im oberen Teil stark verdickt und innen fleischig-saftig. In den trockenen oberen Bodenschichten sterben die Seitenwurzeln ab. In den tieferen wachsen sie zu kräftigen Strängen heran, die mit der Polwurzel selbst kompakten Schutt unter Bildung zahlreicher Windungen durchdringen. Die dicken Wurzeln sind grau, die dünnen rotbraun. Die Pflanze ist sehr giftig. Der Absud der ledrigen Blätter soll den Haarwuchs sehr fördern.

Amygdalus mongolica (Abb. 315, 316) wächst als Buschformation in tiefer liegenden Verebnungen, die mit grusigem Feinsediment aufgefüllt sind, oder auf niedrigen Schotterterrassen mit vorwiegend Feinsediment entlang von Seiren. Die grundfeuchten Schichten sind für die tief eindringenden Wurzeln erreichbar. Die sehr kräftige, verholzte Polwurzel wächst in dem nicht verbackenen Feinschutt senkrecht in die Tiefe. Mit Erreichen der grundfeuchten Schichten breitet sie sich unter stärkerer Verzweigung seitwärts aus. An den dickeren Sproßtrieben entstehen Sproßwurzeln. Sie können ebenfalls zu kräftigen Strängen heranwachsen und bis zu den grundfeuchten Schichten vordringen. Wurzelfarbe schwarzbraun.

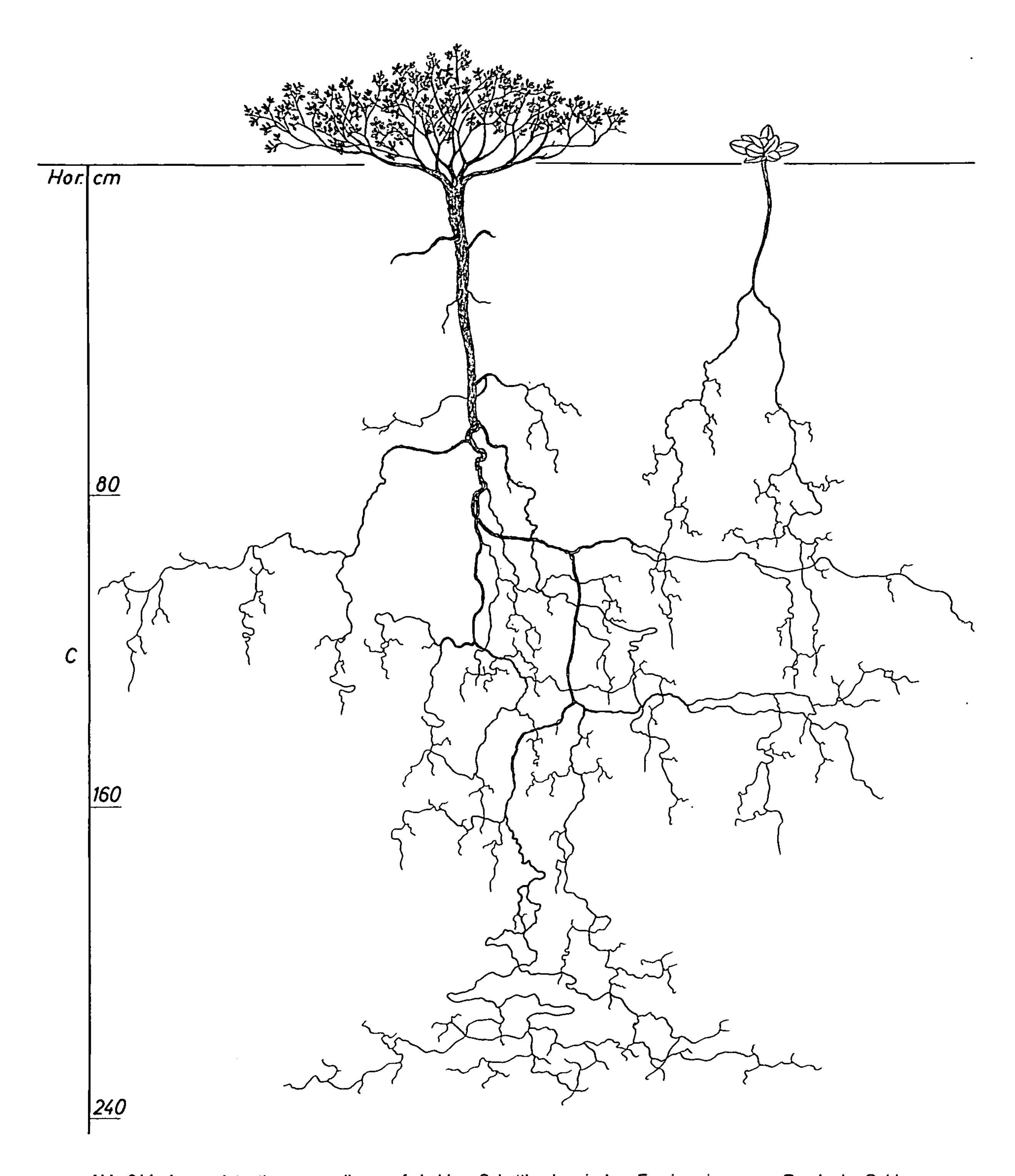


Abb. 314: *Ammopiptanthus mongolicus,* auf niedriger Schuttbank zwischen Erosionsrinnen, am Rande der Gobi, 1420 m. Schutt-Rohboden, Hor.: C 0-40 cm Sand mit Feinschutt, plattig geschichtet, - 140 cm Grob- und Feinsand mit etwas Feingrus durchsetzt, etwas dicht, -190 cm Feinschutt, kompakt, darunter Sand und Schutt, ab 220 cm etwas feuchter.

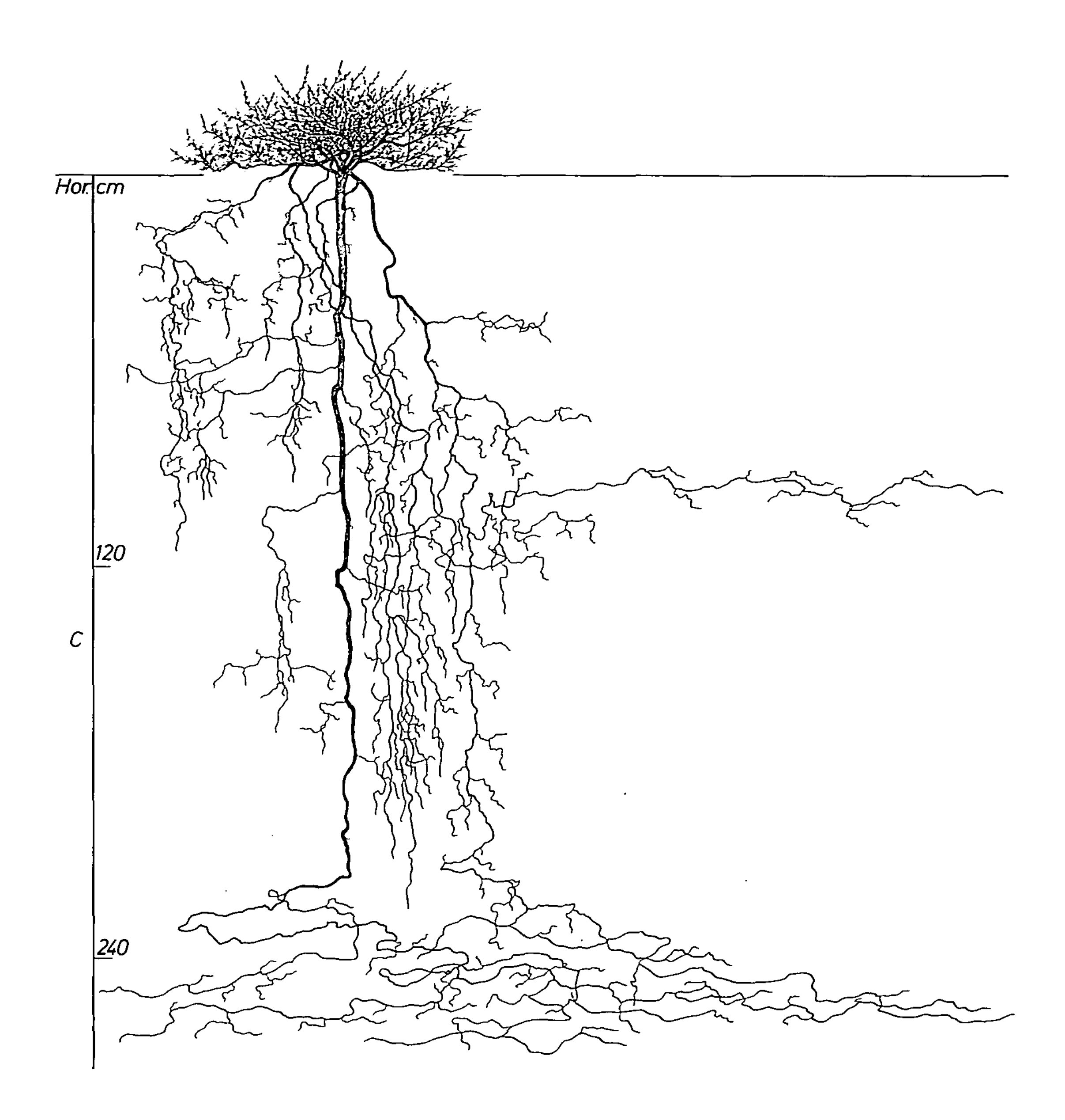


Abb. 315: *Amygdalus mongolica,* niedrige Schotterterrasse mit vorwiegend Feinsediment über breiter Erosionsrinne, am Rand der Gobi, 1415 m. Hor: C leicht durchwurzelbarer grusreicher schluffiger Sand, ab 220 cm Tiefe grundfeucht.

Haloxylon ammodendron (Abb. 317, 318, 320) bildet in sandigen Niederungen oder entlang von Geländefurchen busch- bis baumförmige Formationen, die sich über viele Kilometer hinziehen können. Die Pflanze wird wegen ihres hohen Heizwertes von den Nomaden hoch geschätzt. Die obersten, aufgewehten Sandschichten sind lose. Doch schon ab einer Tiefe von ca. 15 cm beginnt sich der Sand infolge Salzausfällungen zu verkrusten. Bald darauf kann der verhärtete Sand nur noch mit Meißel und Hammer stückweise entfernt werden. Mit Beginn der Grundfeuchte weicht sich das Feinsediment auf. Wenn es stärker tonig ist, wird es so klebrig, daß ein Freilegen der Wurzeln nur mit größter Mühe möglich ist. Die bloßgelegten grund-



Abb.316: **Links:** *Ammopiptanthus mongolicus*, auf Grob- und Feinschutt. **Rechts:** *Amygdalus mongolica*, auf grusigem Feinsediment, in beiden Fällen mit erreichbarer Grundfeuchte, Sprosse daher groß. Fotos: Lichtenegger

feuchten Schichten weisen nach einem Tag an der Oberfläche eine weiße Salzschicht auf. Die Polwurzel verkümmert in dem salzhaltigen Boden sehr bald. An der Basis des verholzten Stammes weisen alte Pflanzen kräftige, verholzte Sproßwurzeln auf, die sich in lange Seitenwurzeln verzweigen. An den Seitenästen, die sich zu Boden neigen, entspringen an den mit Sand bedeckten Stellen ebenfalls Sproßwurzeln. Die in die Tiefe wachsenden Sproßwurzeln verzweigen sich endwärts oft quastenförmig. Wenn sie älter werden, sterben alle tiefreichenden Wurzeln wegen des hohen Salzgehaltes ab. Die Wurzeln sind tief schwarz und wenig verzweigt.

Wenn das Grundwasser höher heraufreicht, verkümmert die Polwurzel noch rascher. Übrig bleibt nur ein zugespitzter Zapfen, der in einen dünnen Strang ausläuft. Von dem dicken, verholzten Strunk gehen viele Sproßwurzeln aus, die sich mit Beginn der Grundfeuchte vorwiegend seitwärts ausbreiten. Manche Wurzeln rollen sich endwärts spiralig ein. Die Feinverzweigung der schwarzen Wurzeln ist sehr gering (Abb. 318).

Callidium gracile (Abb. 319, 320) bildet in Geländesenken mit weit heraufreichender Grundfeuchte polsterförmige Formationen. Der auf dem Takir aufgewehte Sand ist leicht verkrustet. In wenigen cm Tiefe setzt im Sand eine starke Salzausblühung ein. Der Sand geht in einen

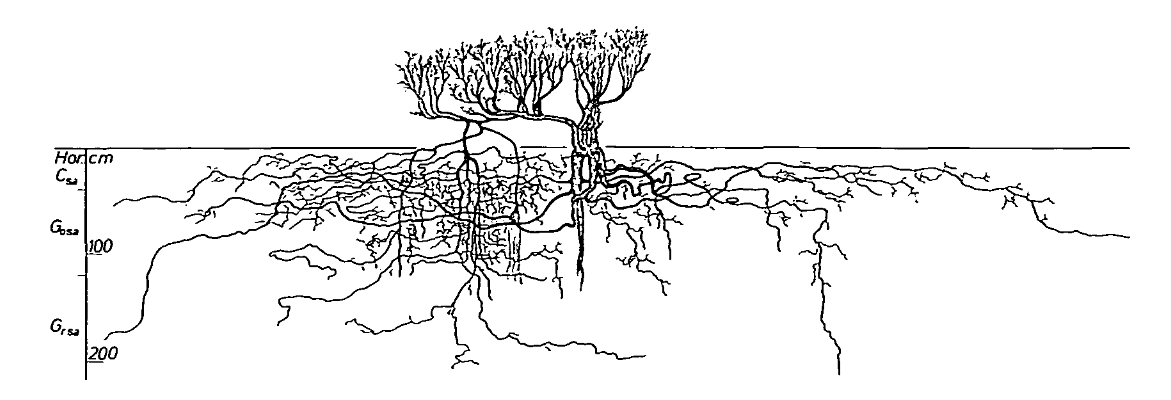


Abb. 317: *Haloxylon ammodendron,* Polwurzel-Sproßwurzelpflanze, Buschformation auf Feinsediment in grundfeuchter Niederung, von Sand überwehter Takir (tiefgründiges, salzhältiges Feinsediment in Geländevertiefungen, über dem sich nach heftigen Niederschlägen das Wasser staut und auf dem wegen des hohen Salzgehaltes keine oder nur eine äußerst spärliche Vegetation aufkommt), Gobi, 1120 m. Hor.: C_{sa} 0-15 cm aufgewehter, loser Sand, - 37 cm verkrusteter Sand, pH 8,8, G_{osa} - 100 cm stark verkrusteter Sand, rostfleckig, - 120 cm Übergang zu tonreicher Schicht, etwas feucht, Struktur blockig, G_{rsa} - 140 cm Ton, zunehmend feucht, dicht, ab 140 cm stark feucht, klebrig.

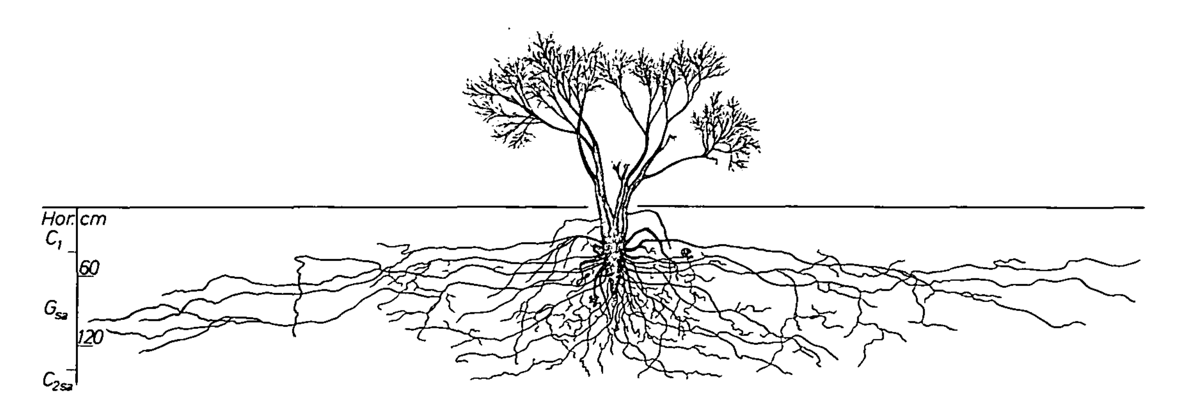


Abb. 318: *Haloxylon ammodendron,* Polwurzel-Sproßwurzelpflanze, mit Sand überwehter Takir, weit heraufreichende Grundfeuchte. Hor.: C_1 0-40 cm aufgewehter Sand, ab 25 cm Tiefe beginnende Verkrustung, G_{sa} Ton, bis 60 cm blockig, rissig, ab 60 cm grundfeucht, zunehmend klebrig, pH 8,9, C_{2sa} feuchter Sand, ab 160 cm Grundwasser.

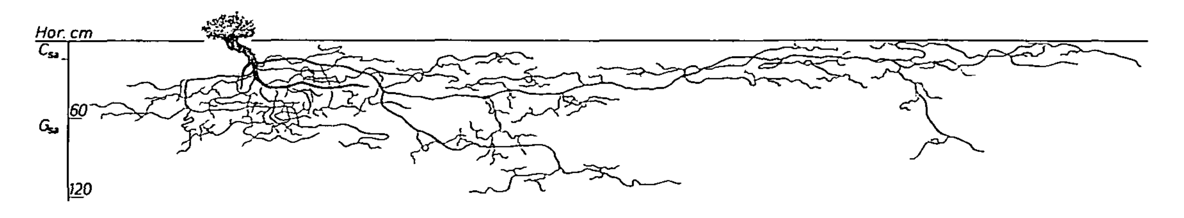


Abb. 319: *Callidium gracile,* auf mit Sand überlagertem Takir, Geländesenke, Gobi, 1120 m, Hor.: C_{sa} aufgewehter Sand, leicht verkrustet, G_{sa} sandiger Ton, zunehmend grundfeucht, klebrig.





Abb. 320: Links: *Haloxylon ammodendron*, auf mit Sand überwehtem Takir, grundfeucht. **Rechts:** *Callidium gracile*, auf mit Sand überwehtem Takir mit weit heraufreichender Grundfeuchte, auskristallisiertes Salz im Sand sichtbar, vom dicken Strunk gehen kräftige Sproßwurzeln aus. Fotos: Lichtenegger

deutlich feuchteren sandigen, schluffigen Ton über. Dieser wird nach der Tiefe zunehmend feuchter und klebriger.Die Polwurzel, die im oberen Teil stark verdickt und verholzt ist, läuft in einen dünnen Strang aus, der endwärts bald abstirbt. Die kräftigen Seitenwurzeln breiten sich weit seitwärts aus. Einige davon erreichen auch größere Tiefen. Die Polwurzel kann auch weitgehend durch kräftige Sproßwurzeln ersetzt werden, die von dem kurzen, stark verdickten Strunk ausgehen.

Brachanthemum gobicum (Abb. 321) kommt vereinzelt auf Sandterrassen vor. Die grundfeuchten Schichten werden von den Wurzeln nicht mehr erreicht. Der Sand, der punktförmig mit Salzkonkretionen durchsetzt ist, wird ab einer Tiefe von ca. 40 cm steinhart. Die Wurzeln können nur mit größter Mühe herausgemeißelt werden. Sie breiten sich in den oberen, weniger stark verhärteten Bodenschichten weit seitwärts aus. Einige dringen in den steinharten Sand ein und erreichen eine Tiefe von etwas über 1 m. Die im oberen Teil stark verdickte Polwurzel ist zusammen mit den kräftigen Seitenwurzeln verholzt. Die niederliegenden, verholzten Sproßtriebe, die mit Sand überdeckt sind, können Sproßwurzeln entwickeln, die zu kräftigen Wurzelsträngen heranwachsen.

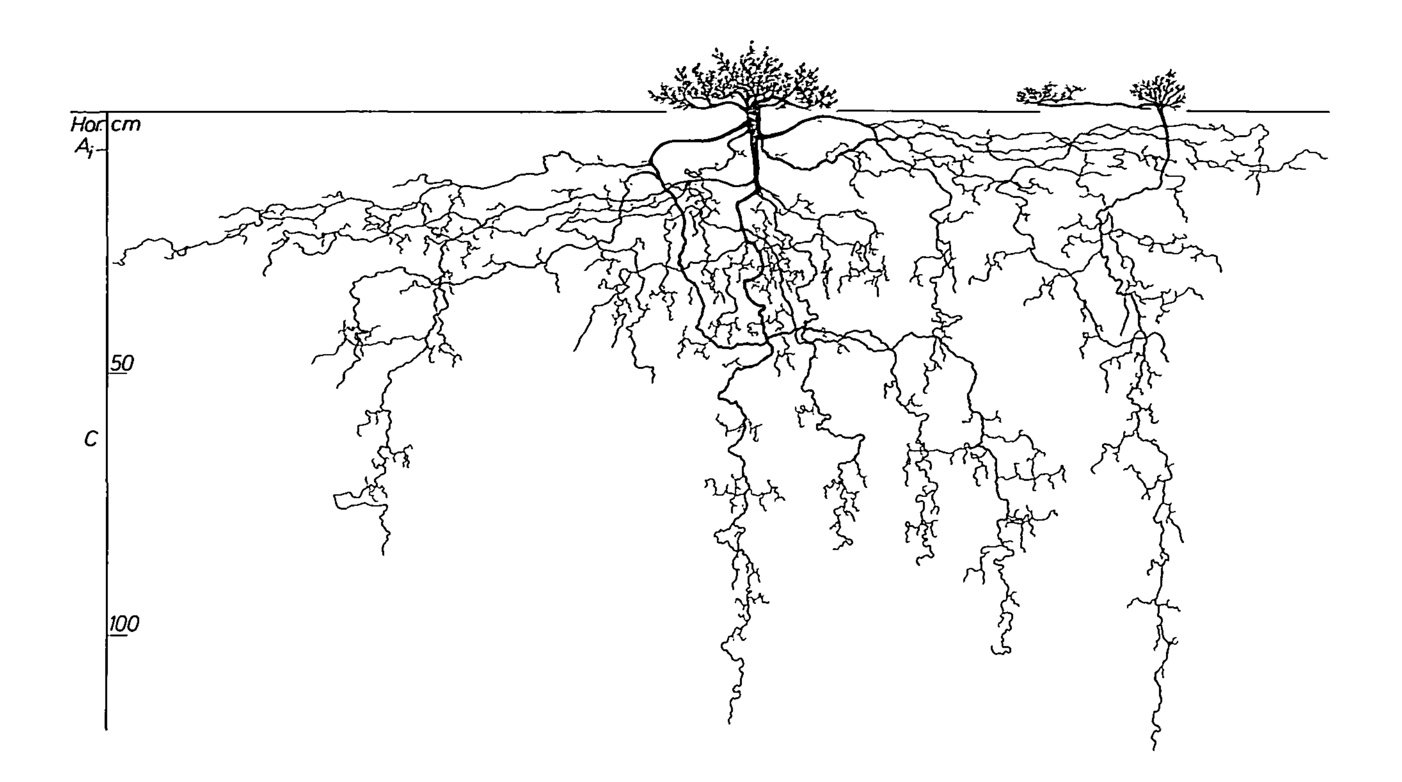


Abb. 321: *Brachanthemum gobicum,* auf trockener, verhärteter Sandterrasse, Gobi, 1100 m. Hor.: A_i loser Sand, unregelmäßig schwach humos, C - 40 cm mäßig stark verkrusteter Sand, Salzkonkretionen, Übergang bis 50 cm, darunter stark verhärteter Sand, Salzkonkretionen, Farbe 5YR 5/6.

5.2.6. Bewurzelung von Pflanzen in der subtropischen Wüste Namibiens

Die Jahresniederschläge sind in der subtropischen Nebelwüste Namibiens ungefähr gleich niedrig wie in der Gobi. Das Jahresmittel der Temperatur ist jedoch in der Namib mit 19° viel höher als in der Gobi mit 2°. Außerdem sind die Temperaturschwankungen während des Jahres in der Namib wegen der meernahen Lage viel geringer. Die größere Trockenheit und Wärme in der Namib führen dazu, daß die Vegetation mit Ausnahme der Einzugsgebiete der Flußläufe keine Weidenutzung mehr ermöglicht. In der Gobi ist wenigstens noch eine sehr extensive Beweidung durch Ziegen und Kamele möglich.

Die andauernd hohe Trockenheit - stellenweise gibt es in 100 Jahren nur zweimal Regen - und die rel. geringen Temperaturschwankungen bewirken ein überwiegend seitwärts gerichtetes Wachstum der Wurzeln. Nur in der Nähe periodisch Wasser führender Flüsse können die Wurzeln, abwechselnd seitwärts und abwärts verlaufend, bis zu den grundfeuchten Schichten vordringen. Auch an Mittel- und vor allem an Unterhängen, in denen auf tiefgründigen Böden aus höheren Lagen zufließendes Wasser nach Regenperioden länger in den tieferen Schichten gespeichert werden kann, können größere Wurzeltiefen erreicht werden. Nahezu ausschließlich horizontal verlaufen die langen Wurzeln von stamm- und blattsukkulenten Arten. Begünstigt wird dieser Wurzelverlauf dadurch, daß das Wasser von den Speicherorganen den

seitwärts wachsenden jungen Wurzelabschnitten, die oft weit von der Mutterpflanze entfernt in dem trockenen Boden verlaufen, zugeführt werden kann.

Die **Nara** *Acanthosicyos horridus* (Abb. 322, 323) ist in der Namib heimisch. Sie wächst im Einzugsbereich periodisch wasserführender Flüsse auf Dünensand, der in den tieferen Schichten grundfeucht ist. Die Früchte wurden schon in prähistorischer Zeit als Nahrungsmittel verwendet (CRAVENS & MARAIS, 1992). Der Strauch bildet unter Flur verholzte, bis 8 cm dicke Stämme, die in sich eng verflochten sind (Abb. 322). Sie breiten sich in den oberen, losen Sandschichten weit seitwärts aus und bilden so großflächige, ca. 1 m hohe Gebüsche. Nach oben entsenden sie Sproßtriebe, die sich an der Oberfläche stark bestocken. Die rutenförmigen, gerillten Äste sind blattlos. Die Fotosynthese übernehmen grüne, paarig gegenständige Dornen. Die sproßbürtigen Wurzeln gehen aus den dicken Grundachsen hervor. Die alten, bis 4 cm dicken Wurzeln dringen unter Bildung zahlreicher Windungen, die mit zunehmender Dichtlagerung des Sedimentes enger werden, bis zu den grundfeuchten Schichten vor. Sie verzweigen sich nur in tieferen Schichten in wenige lange Seitenwurzeln. Eingehendere Beschreibung bei KUTSCHERA et al. (1997).



Abb. 322: Nara *Acanthosicyos horridus*, liegende, in sich verflochtene Stämme, Wuchsort wie bei Abb. 323. Foto: Lichtenegger

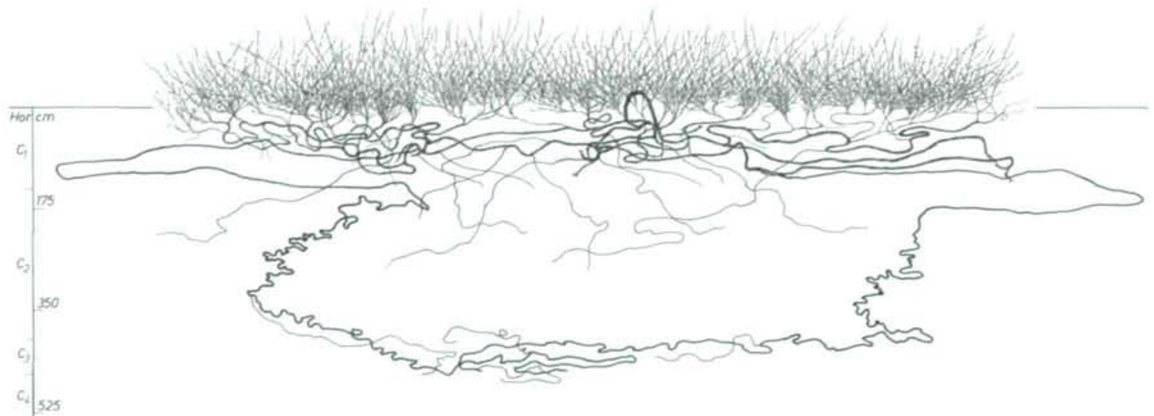


Abb. 323: Nara *Acanthosicyos horridus*, Sproßwurzelstrauch, im Einzugsbereich des Swakopflusses auf Dünensand. Hor.: C_1 loser aufgewehter schluffiger Feinsand, C_2 verfestigter grusiger Grobsand, trocken, C_3 feuchter schluffiger Feinsand, C_4 Grob- und Feinsand, nicht feucht. Bodentemperaturen 15.3.94., 14.15 Uhr, 1. Zahl Bodentiefe cm / 2. Zahl °C: 0/50,9, 100/28,4, 400/28,1. Aus KUTSCHERA et al. (1997).

Der **Bleistiftstrauch** *Arthraerua leubnitziae* (Abb. 324) ist in seinem Vorkommen auf die Nebelwüste beschränkt (CRAVEN & MARAIS, 1992). Er weist einen sehr hoch entwickelten Trockenschutz auf. Voll entfalten kann sich der halbkugelige Strauch nur in Geländesenken, in die aus der Umgebung das Wasser zufließt. Die dargestellte Pflanze wuchs in der Nähe von Swakopmund am Hangfuß einer mächtigen Sanddüne. Die Polwurzel verzweigt sich in den oberen Sandschichten in kräftige Seitenwurzeln. Eine verläuft weit seitwärts. Zwei wachsen bogenförmig nach unten und breiten sich mit ihren Verzweigungen mit Beginn der grundfeuchten Schichten weit seitwärts aus.

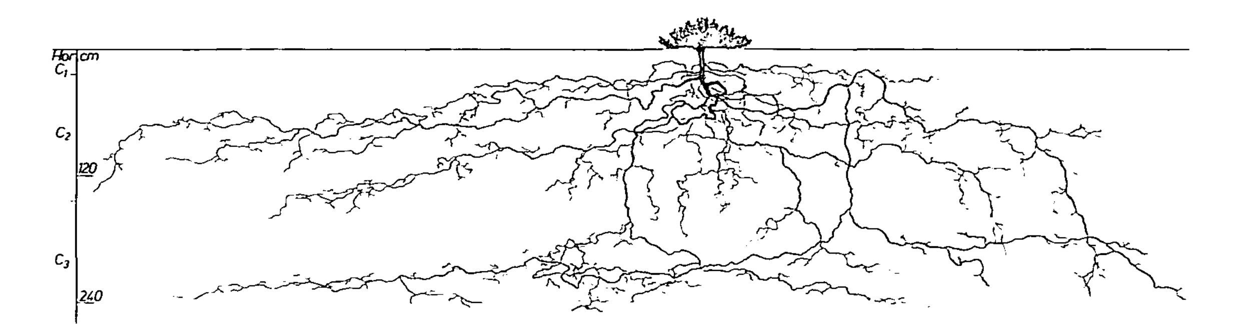


Abb. 324: Bleistiftstrauch *Arthraerua leubnitziae*, am Fuß einer Sanddüne bei Swakopmund, Hor.: C_1 aufgewehter, loser Feinsand, C_2 Grobsand, C_3 Feinsand, etwas feuchter und kühler, aber nicht grundfeucht. Bodentemperaturen am 12.3.94., 13.30 Uhr, 1. Zahl Bodentiefe in cm / 2. Zahl °C: 0/38,2, 10/27,2, 20/26,1, 50/25,2, 150/23,8. Aus KUTSCHERA et al. (1997).

Trianthema hereroides (Abb. 325) ist in der Nebelwüste heimisch. Sie wächst nahe der Küste am Fuß einer hohen Sanddüne. Grundfeuchte Bodenschichten sind nicht erreichbar. Die Seitenwurzeln breiten sich daher in den tieferen, nicht mehr so heißen Schichten weit seitwärts aus. Die senkrecht abwärts wachsende Polwurzel stirbt in den tieferen, trockenen Sandschichten ab. Der Endabschnitt der Polwurzel ist ganz schwarz.

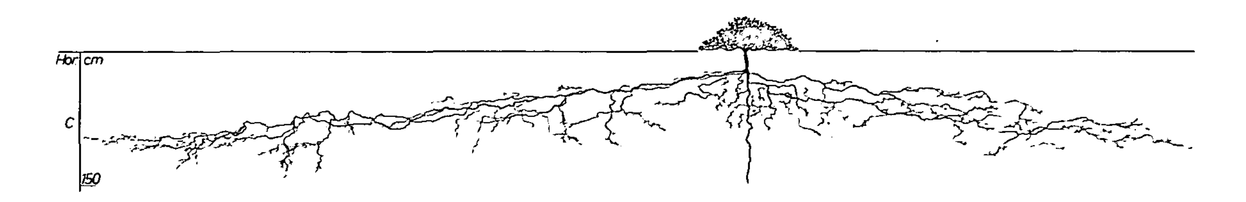


Abb . 325: *Trianthema hereroides*, am Fuß einer Sanddüne hinter der Küste, südlich Swakopmund. Hor.: C sehr loser, „fließender" Dünensand, trocken, pH 8,4. Aus KUTSCHERA et al. (1997).

Aloe litoralis (Abb. 326) wächst in der Buschsavanne von Windhoek in einem *Acacia melifera*-Gebüsch auf grusreichem Sediment mit sehr geringer wasserhaltender Kraft. Am Grund des fleischigen Stammes entspringt eine große Anzahl sproßbürtiger Wurzeln, die sich in den obersten Bodenschichten in weitem Umkreis ausbreiten. Die Wurzeln sind dunkelgrau, fleischig und brüchig.

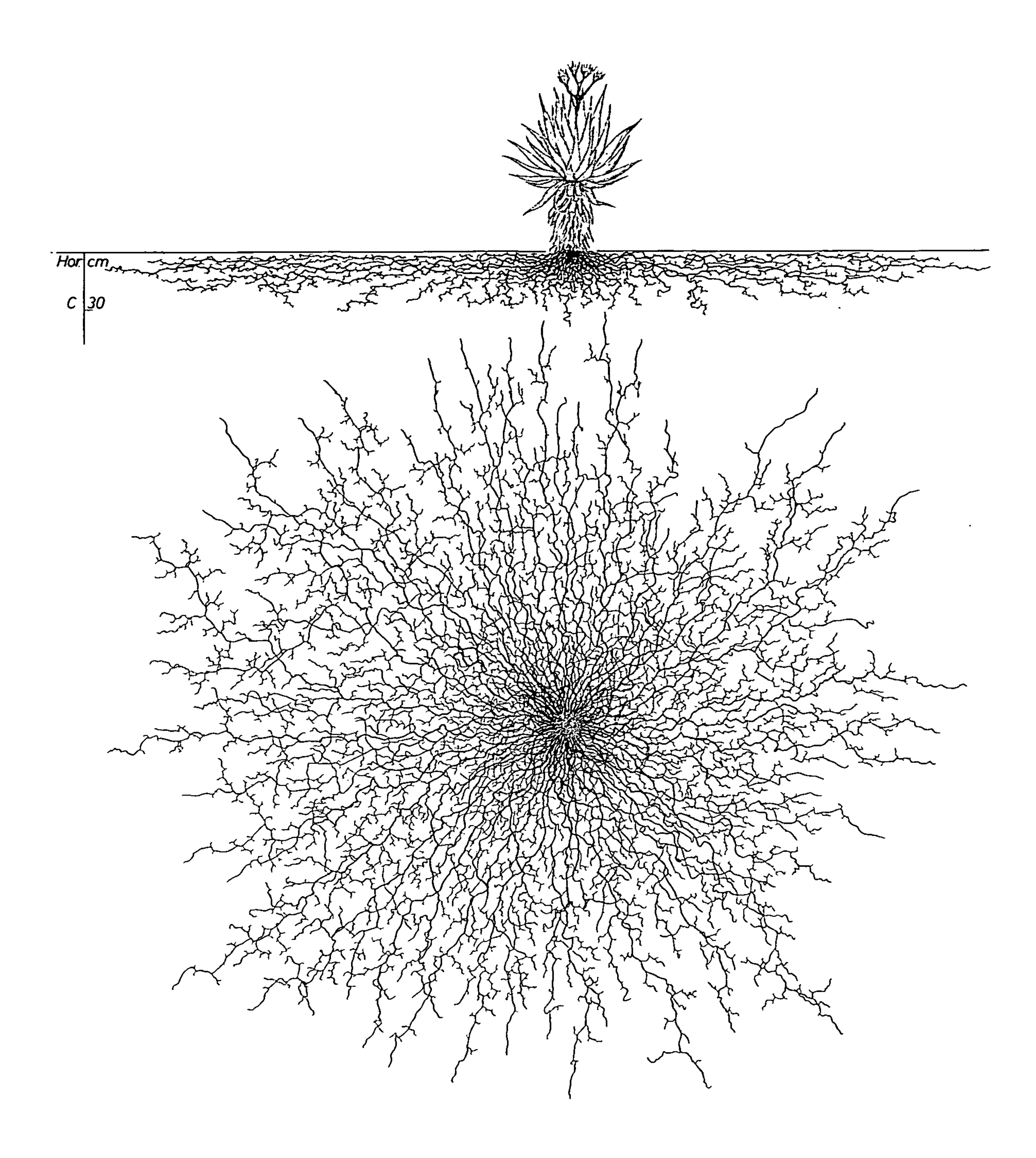


Abb. 326: *Aloe litoralis,* auf grusreichem, trockenem Sediment, Raum Windhoek, Hor.: C Grus, dazwischen brauner Sand, pH 6,5. Aus KUTSCHERA et al. (1997)

Euphorbia dregeana (Abb. 327) wächst vereinzelt an Unterhängen auf sehr steinigen Böden, die leicht konglomeratisch verfestigt sind. Der kurze, 7 cm dicke Stamm verzweigt sich nahe Flur in zahlreiche rutenförmige, ca. 10 mm dicke Äste. Die Polwurzel, die schon nahe dem Wurzelhals mehrere Seitenwurzeln bildet, verläuft mit diesen weit seitwärts.



Abb. 327: *Euphorbia dregeana*, auf steinigem Silikat-Rohboden, auslaufender Unterhang, Damaraland, Namibien. Hor.: C Schutt und Grus mit etwas Sand. Aus KUTSCHERA et al. (1997).

Commiphora saxicola (Abb. 328, 329) wurde oberhalb von *Euphorbia dregeana* auf einem Südhang freigelegt. Der sukkulente Zwergbaum hat einen sehr dicken, kurzen, stark verzweigten Stamm und eine dicke, sich zapfenförmig verjüngende Polwurzel. Sie verzweigt sich plötzlich in wenige Seitenwurzeln. Diese sind im ersten Abschnitt ebenfalls verdickt. Sie verzweigen sich aber sehr bald und breiten sich als dünnere Stränge in weitem Umkreis in den oberen Bodenschichten aus.



Abb. 328: *Commiphora saxicola*, sukkulenter Zwergbaum mit basal stark verdickten Ästen. Gleicher Wuchsort wie in Abb. 329.



Abb. 329: *Commiphora saxicola*, auf steinigem Silikat-Rohboden, Südhang, Damaraland, Namibien. Hor.: C sandiger Schutt und Grus. Aus KUTSCHERA et al. (1997)

Literatur

ADLER, W., OSWALD, K., FISCHER, R., 1994: Exkursionsflora von Österreich. Eugen Ulmer , Stuttgart, Wien, 1180 S.

AKHMETOVA, M., 1996: Root systems of *Eremurus* (Liliaceae) in culture. Plant root systems and natural vegetation. Acta Phytogeographica Suecica, 81: 53-56, Uppsala.

BAITULIN, I.O., BAIASGALAN, S., BUJAN-ORSCHICH, H., JEWSTIVEEN, J.G., LICHTENEGGER, E., RACHKOVSKAJA E.I., SOBOTIK, M. & JAKUNIN, G.N. 1993: Phytoecological investigations in southern Gobi. Nationale Akad. f. Wiss. d. Rep. Kasachstan, Verlag Nauka, Alma-Ata, 163 pp. (In Russisch).

BARMICHEVA, E.M., 1982: The cytochemical study of the slime secretion by the root cap cells in *Raphanus sativus.* Botanichesky Journal 67, 12: 1627-1635. (in Russisch).

BARMICHEVA, E.M. & DANILOVA, M.F. 1973: The distribution of petic substances in cell walls of *Raphanus sativus* L. root tip according to histochemical data. Botanichesky Journal 58, 9: 1278-1283 (in Russisch):

BIRGER, S., 1907: Die Vegetation bei Port Stanley auf den Falklandinseln. Engl. Bot. Jahrb. 39, zit. RAUH (1940).

BOTHO, R. & GUTTENBERG, H., 1961: Der polare Wuchsstofftransport von Helianthus annuus in seiner Abhängigkeit vom Alter, Quellzustand und Kohlehydratversorgung. Flora 151: 44-72.

BRUNDIN (1975): Legume Root Nodule Initiation and Development. In: The Development and Function of Roots. Academic Press, London – New York – San Francisco, 467-506.

CRAVEN, P. & MARAIS, C., 1992: Namib Flora von Swakopmund zur großen Welwitschia über Goanikontes. Deutsche Übersetzung: Herta Kolberg. Gamsberg Macmillan, 128 S.

DOSTAL, J., 1984: Equisetaceae. In: HEGI, Bd. I/1.

GUTTENBERG, H. von, 1968: Der primäre Bau der Angiospermenwurzel. Gebr. Borntraeger, Berlin, 472 S.

HAGEMANN, W., 1992: What is a root? In: Root Ecology and its Practical Application 2: 1-8. Verein für Wurzelforschung, Klagenfurt.

HEGI, G., 1925: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. V/3.

HÄCKEL, H., 1990: Meteorologie. 402 S., UTB, Ulmer.

HEJNY, S., 1960: Ökologische Charakteristik der Wasser- und Sumpfpflanzen in den Slowakischen Tiefebenen (Donau- und Theissgebiet). 487 S., Verl. Slow. Akad. d. Wiss., Bratislava.

HESS, E., 1910: Über die Wuchsformen der alpinen Geröllpflanzen. Beih. Bot. Centralbl. XXVII, 170 S.

HIRSCH, G.C., RUSKA, H. & SITTE, P., 1973: Grundlage der Cytologie. Gustav Fischer , Stuttgart, 790 S.

HUBER, W., DE VEKETE, M.A.R. & ZIEGLER, H., 1973: Enzyme des Stärkeumsatzes in den Wurzelhaubenzellen von Zea mays L. Planta (Berl.) 112. 343-356.

KHURSHED, K., KARIMOV & KOLOTKOVSKI, 1996: Root distribution of natural vegetation at high altitudes in Pamiro-Alai in Tajikistan. Acta Phytogeographica Suecica, 81: 83-85, Uppsala.

KUJALA, V., 1926: Untersuchungen über die Waldvegetation in Süd- und Mittelfinnland. I A. Gefäßpflanzen. Metsätiet. Koel. Julk., 10: 1-154, Helsinki. Zit. n. METSÄVAINIO (1931).

KULLMANN, A., 1957: Über die Wurzelentwicklung und Bestockung von *Stipa capillata* und *Molinia caerulaea.* Wiss. Z. math.-nat. Reihe 6: 167-176, Univ. Halle.

KUTSCHERA, L., 1960: Wurzelatlas mitteleuropäischer Ackerunkräuter und Kulturpflanzen. DLG-Verlag, Mainz. 574 S.

KUTSCHERA, L., 1966: Ackergesellschaften Kärntens als Grundlage standortgemäßer Acker- und Grünlandwirtschaft. BVA Gumpenstein, 194 S.

KUTSCHERA, L., 1971: Über das geotrope Wachstum der Wurzel. Beitr. Biol. Pfl. 74: 371-436.

KUTSCHERA, L., 1972: Erklärung des geotropen Wachstums aus Standort und Bau der Pflanzen. Land- und forstw. Forsch. Österr. 5: 35-89.

KUTSCHERA, L., 1996: Growth strategies of plant roots in different climatic regions. In: PERSSON, H. & BAITULIN, I.O. Plant root systems and natural vegetation. Acta Phytogeogr. Suecica 81: 11-16.

KUTSCHERA, L. & LICHTENEGGER, E., 1982: Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen. Bd. I Monocotyledonae. Gustav Fischer, Stuttgart. 516 S.

KUTSCHERA, L. & LICHTENEGGER, E., 1986: Wurzeltypen von Klimaräumen in Argentinien. Veröff. Geobot. Inst. Rübel, ETH Zürich, 91: 228-250.

KUTSCHERA, L. & LICHTENEGGER, E., 1992: Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen. Bd. 2/1. Pteridophyta, Dicotyledonae. Gustav Fischer, Stuttgart. 851 S.

KUTSCHERA, L., LICHTENEGGER, E., SOBOTIK, M. & HAAS, D., 1997: Die Wurzel das neue Organ, ihre Bedeutung für das Leben von *Welwitschia mirabilis* und anderen Arten in der Namib sowie von Arten in angrenzenden Gebieten. Eigenverlag: Pflanzensoziologisches Institut, A-9020 Klagenfurt, Kempfstraße 12. 94 S.

KUTSCHERA, L. & SOBOTIK, M., 1992: Wurzelatlas mitteleuropäischer Grünlandpflanzen, 2/2 Anatomie. Gustav Fischer, Stuttgart, 261 S.

LEISTKOW, K.L. & KOCKEL, F., 1990: Zur Entwicklungsgeschichte der Pflanzen - Ein Didaktisches Modell. Palmengarten, Wiss. Berichte, PHF, 2, Frankfurt/Main.

LEPPER, L., 1970: Die Evolution der Gattung *Wulfenia* Jacq.- ein Beitrag zum *Wulfenia*-Problem. Wiss. Ztschr. Friedrich-Schiller-Univ. Jena, Math.-Nat. R., 19. Jg. H. 3: 345-368.

LICHTENEGGER , E. 1963: Die natürlichen Voraussetzungen und deren Berücksichtigung für eine erfolgreiche Weidewirtschaft im Kärntner Becken. Diss. BOKU, Wien, 125 S.

LICHTENEGGER, E., 1976: Wurzelbild und Lebensraum. Beitr. Biol. Pfl., 52: 31-56

LICHTENEGGER, E., 1983: Wurzel- und Bodentyp als Ausdruck des Standortes. Int. Symp. Wurzelökologie und ihre Nutzanwendung, Gumpenstein, 1982. Tagungsbericht, 369-388.

LICHTENEGGER, E., 1985: Die Ausbildung der Wurzelsysteme krautiger Pflanzen und deren Eignung für die Böschungssicherung auf verschiedenen Standorten. Jahrbuch 2: 63-92, Ges. f. Ingenieurbiologie, Aachen

LICHTENEGGER, E., 1995: Bewurzelung von Pflanzen arider Gebiete. Carinthia II, 53. SH. 98-100.

LICHTENEGGER, E., 1996: Root distribution in some alpine plants. Acta Phytogeographica Suecica, 81: 76-82, Uppsala.

LICHTENEGGER, E. & KUTSCHERA, L., 1993: Standorte und Wuchsformen kennzeichnender Arten des Mittelmeerraumes auf Malta. Festschr. ZOLLER, Dissertat. Bot. 196: 135-153. J. Cramer, Berl.-Stuttg.

LINDROTH, A., 1985: Local climate and water balance of pine forest on sandy soil at Jädraas. Ekologiska Basmätningar i Jädraas. Rapport 19: 7-53, Uppsala.

LUNDEGARDH, H., 1954: Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena.

METSÄVAINIO, K., 1926: Zur Kenntnis der Wintersteher in der Gegend von Oulu. Ann. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Van. 3.

METSÄVAINIO, K., 1931: Untersuchungen über das Wurzelsystem der Moorpflanzen. Ann. Bot. Soc. Van. Tom. 1, No. 1, 422 S., Helsinki.

OETTLI, M., 1904: Beiträge zur Ökologie der Felsflora. Untersuchungen aus dem Curfirsten- und Sentisgebiet. Inaugural-Diss. Univ. Zürich, 171 S.

POLDINI, L., 1989: La Vegetatione del Carso isontino e triestino. Ed. Lint, Trieste. 313 S.

POLLE, R., 1910: Über den Einfluß verschieden hohen Wassergehalts, verschiedener Düngung und Festigkeit des Bodens auf die Wurzelentwicklung des Weizens und der Gerste im ersten Vegetationsstadium. Journal f. Landw. 58.

RAUH, W., 1937: Die Bildung von Hypokotyl- und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. Nova Acta Leopoldina 24: 396-553.

RAUH, W., 1938: Dendrologische Beobachtungen auf einer Sommerreise in Korsika. Mitt. Deutsche Dendrolog. Ges. 51, zit. Rauh (1940).

RAUH, W., 1940: Die Wuchsformen der Polsterpflanzen. 1. Teil. Bot. Arch. 40: 289-462.

RÖMHELD, V., 1986: pH changes in the rhizosphere of various crop plants, in relation to the supply of plant nutrients. In: Potash Review Subject 6, 55th Suite, 12: 1-8 + 2 Farbtafeln. Intern. Potash Inst. Bern.

RUDLOFF, W., 1981: World-Climates. Naturwiss. Rundschau, Wiss. Verl. Ges., Stuttgart.

RUMPF, G., 1904: Rhizodermis, Hypodermis und Endodermis der Farnpflanzen. Biblio. Bot. 13: 1-48.

RÜBEL, E., 1925: Alpine und arktische Flora und Vegetation. I. Alpenmatten-Überwinterungsstadien. Festschr. Carl SCHRÖTER, Veröff. d. Geobot. Inst. Rübel, 3: 37-53. Zürich.

SCHENNIKOW, zit. WALTER, H., 1984: Vegetation und Klimazonen, S. 264, UTB, Ulmer.

SCHRÖTER, C. & HAURI, H., 1916: Versuch einer Übersicht der angiospermen Polsterpflanzen. Engl. Bot. Jahrb. 50, zit. RAUH (1940).

SCHRÖTER, C. & KIRCHNER, O., 1902: Vegetation des Bodensees. II. Bodensee-Forschung. 9, Lindau.

SCHWARZ, F., 1946: Wurzelstudien bei Tomate und Kohl. Diss. Wien.

SITTE, P., ZIEGLER, H., EHRENDORFER, F. & BRESINSKY, A., 1991: STRASBURGER Lehrbuch der Botanik. 33. Aufl. Gustav Fischer, 1033 S.

SOLAR, F., 1981: Zustandsbedingungen, Entwicklungszüge und Stoffumsatz alpiner Böden und Standorte – . 3. SH, 101-123, Mitt. d. österr. bodenkundl. Ges., Wien.

SYLVÉN, N., 1906: Om de svenska dikotyledonernas första förstärkningsstadium eller ut vckling fran frö till blomning. I. Speciell del. K. Sv. Vet. Ak. Handl., Bd. 40, Nr. 2. Zit. n. METSÄVAINIO (1931).

TSCHERNUTTER, P., 1981: Niederschläge in Kärnten. Amt der Kärntner Landesregierung, Hydrographischer Dienst.

TSCHERNUTTER, P., 1983: Lufttemperaturen in Kärnten 1951-1980. Schriftenreihe Raumforsch. und Raumplanung. Bd. 30. Amt d. Kärnt. Landesreg., Klagenfurt.

TROLL, W., 1937: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. 1/1 Vegetationsorgane. Gebr. Borntraeger, Berlin, 955 S.

TROSCHL, H., 1980: Klimatographischer Abriss von Kärnten. Schriftenreihe Raumforsch. und Raumplanung. Bd. 21. Amt d. Kärntn. Landesreg., Klagenfurt.

TUCKER, M. & SEELHORST, C., 1898: Der Einfluß, welchen der Wassergehalt und der Reichtum des Bodens auf die Ausbildung der Wurzeln und der oberirdischen Organe der Haferpflanze ausüben. Journal f. Landw. 46.

WEAVER, J.E., 1926: Root Development of Field Crops. McGraw-Hill Bool Co., New York.

WEAVER, J.E., 1954: North American Prairie. Johnsen Publishing Company, Lincoln, Nebraska, 348 S.

WEBER, H., 1953: Die Bewurzelungsverhältnisse der Pflanzen. Herder-Verlag, Freiburg, 132 S.

WEHSARG, O., 1935: Wiesenunkräuter. I. Reichsnährstandsverlag, Berlin, 349 S.

WINKLER, S., 1980: Einführung in die Pflanzenökologie. 2. Aufl. UTB Gustav Fischer, 256 S.

ZELLER, O., 1983: Blütenknospen – Verborgene Entwicklungsprozesse im Jahreslauf. Verlag Urachhaus, Stuttgart, 246 S.

ZOLLER, H., 1981: Abteilung Gymnospermae Nacktsamige Pflanzen. In: HEGI, G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. 1/2.

Verzeichnis der beschriebenen und abgebildeten Arten